

**Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta,  
Ústav geochemie, mineralogie a nerostných zdrojů**

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geologie životního prostředí



Bc. Jana Zývalová

**Vliv buku lesního a smrku ztepilého na zastoupení nízkomolekulárních  
organických kyselin a složení mikrobiálních společenstev v lesních půdách**

Influence of European beech (*Fagus sylvatica*) and Norway spruce (*Picea abies*) on  
composition of low molecular mass organic acids and on composition of microbial  
community in forest soils

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Václav Tejnecký, Ph.D.  
Konzultant diplomové práce: RNDr. Markéta Ságová-Marečková, Ph.D.

Praha, 2017

## **PROHLÁŠENÍ**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 24. 8. 2017

.....  
Podpis

## **PODĚKOVÁNÍ**

Ráda bych zde poděkovala všem, kteří se zasloužili o vznik této diplomové práce. Celé katedře pedologie a ochrany půd České zemědělské univerzity v čele s prof. Dr. Ing. Lubošem Borůvkou děkuji za ochotu přijmout mezi sebe externího studenta. Nejhlubší dík náleží mému trpělivému školiteli RNDr. Václavu Tejneckému, Ph.D., který byl od počátku naší spolupráce ochotný mi vše vysvětlit, ukázat a konzultovat. Za poodhalení zlomku mikrobiologického světa děkuji dámám z Výzkumného ústavu rostlinné výroby, v.v.i., jmenovitě RNDr. Markétě Ságové-Marečkové, Ph.D. a Mgr. Ing. Andree Burešové. Práce by se neobešla ani bez precizních analýz provedených doc. Ing. Ondřejem Drábkem, Ph.D. Naposledy musím poděkovat šumavským lesům, že jsou a že v nich žije tolik skvělých lidí, kteří mě motivovali k dokončení studia.

## ABSTRAKT

Zájmové lokality pro tuto diplomovou práci se nachází v oblasti Jizerských hor a reprezentují lesní půdy vyvinuté na kyselých horninách (porfyrický granit). Lokality jsou od sebe vzdálené několik desítek metrů, čímž je zajištěno, že veškeré abiotické podmínky mající vliv na půdotvorný proces jsou velice podobné. Jediný významný rozdíl mezi lokalitami je druhové složení stromového patra. Na jedné lokalitě se vyskytuje pouze buk lesní (*Fagus sylvatica*), na druhé pouze smrk ztepilý (*Picea abies*). Na obou lokalitách byly z každého horizontu L-B odebrány půdní vzorky, v nichž byly analyzovány základní půdní parametry a obsahy prvků (aktivní a výměnná půdní reakce, vlhkost, kationtová výměnná kapacita, bazická saturace, rozpuštěný organický uhlík a další). Pomocí iontově-výměnné chromatografie byly stanoveny obsahy nízkomolekulárních organických kyselin. Zastoupení bakteriálních kmenů v půdě bylo vypočteno na základě Illumina sekvenace, které předcházela izolace DNA a kvantitativní PCR.

Na základě výsledků analýz byly sledované půdy charakterizovány jako kyselé s nenasyceným až silně nenasyceným půdním sorpčním komplexem. Mezi bukovým a smrkovým stanovištěm byly patrné rozdíly v obsazích některých vodou extrahovatelných prvků i prvků výměnných (Ca, K, Mg, Fe, Al) a ve vlhkosti. Prokázány byly rozdíly v celkové průměrné koncentraci nízkomolekulárních organických kyselin (buk = 492  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ , smrk = 738  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ), přičemž rozdíly mezi stanovišti byly zjištěny i pro zastoupení jednotlivých specií organických kyselin. Z půd bylo izolováno a do výsledků zahrnuto celkem 18 kmenů bakterií, jejichž zastoupení se v jednotlivých horizontech lišilo a byl pozorován i rozdíl v relativním zastoupení mezi bukovým a smrkovým stanovištěm. První čtyři dominantní kmeny byly pro obě stanoviště shodné: *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Acidobacteria* a *Planctomycetes*. Pouze pro některé bakteriální kmeny se podařilo jednoznačně prokázat, jaké půdní parametry mají vliv na jeho abundanci, nicméně lze tvrdit, že bakterie vykazují odlišné trendy chování na bukovém a smrkovém stanovišti, a zároveň i v samotném půdním profilu.

Téměř všechny sledované parametry vykazovaly závislost na horizontu, což znamená, že se jejich hodnoty měnily v závislosti na hloubce půdního profilu. Zároveň bylo pozorováno, že v horizontu B přestává být významný faktor porostu a dochází ke sjednocování sledovaných parametrů z bukového a smrkového porostu. To vypovídá o hloubkovém omezení vlivu stromů na půdotvorné procesy.

**Klíčová slova:** Lesní půdy · Půdní chemické vlastnosti · Nízkomolekulární organické kyseliny · Bakteriální společenstva · Buk · Smrk

## SUMMARY

Locations of interest for this diploma thesis are located in the Jizera Mountains and represent forest soils developed on acidic rocks (porphyric granite). The sites are tens of meters apart, making sure that all the abiotic conditions affecting the soil-forming process are very similar. The only significant difference between the localities is the species composition of the overstorey vegetation. On one site there is only the European beech (*Fagus sylvatica*), on the other only the Norway spruce (*Picea abies*). At both locations, soil samples were taken from each horizon L-B in which basic soil parameters and elemental contents (active and exchangeable soil reactions, moisture, cation exchange capacity, basic saturation, dissolved organic carbon and others) were analyzed. The low molecular mass organic acids were determined by ion-exchange chromatography. The bacterial phyla in the soil were calculated based on the Illumina sequencing to which preceded DNA isolation and quantitative PCR.

Based on the results of the analyzes, the monitored soils were characterized as acidic with an unsaturated to strongly unsaturated soil sorption complex. Between the beech and spruce stands, differences in the contents of some water-extractable elements and the exchangeable elements (Ca, K, Mg, Fe, Al) and moisture appeared. Differences in the overall average concentration of low molecular mass organic acids (beech = 492  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ , spruce = 738  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) were demonstrated, with differences between the sites being detected also for the representation of individual organic acids. A total of 18 phyla of bacteria were isolated from the soils and included in results. Their representation varied in individual horizons, and the difference in relative representation between beech and spruce habitats was also observed. The first four dominant phyla were identical for both stands: *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Acidobacteria*, and *Planctomycetes*. Only for some bacterial phyla, it has been unequivocally demonstrated which soil parameters have an effect on its abundance, but it can be argued that bacteria show different behavioral patterns on beech and spruce stands, and even with the depth of soil profile.

Almost all the monitored parameters displayed a dependence on the horizon, which means that their values varied depending on the depth of the soil profile. At the same time, it was observed that at the B horizon the factor of the vegetation is beginning to be unimportant and the parameters from the beech and spruce stands were unified. This explains the depth limitation of the influence of trees on soil-forming processes.

**Keywords:** Forest soils · Soil chemical properties · Low Molecular Mass Organic Acids · Bacterial communities · Beech · Spruce

# OBSAH

1. ÚVOD .....	1
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED .....	2
2.1. VLIV STROMŮ NA PŮDU .....	2
2.1.1. ZPŮSOBY VLIVU STROMOVÉHO PATRA .....	2
2.1.1.1. SRÁŽKY .....	3
2.1.1.2. OPAD .....	4
2.1.1.3. RHIZOSFÉRA .....	6
2.1.2. DOPADY VLIVU STROMOVÉHO PATRA .....	7
2.1.2.1. DEKOMPOZICE ORGANICKÉ HMOTY .....	10
2.1.2.2. CHEMISMUS HLINÍKU .....	11
2.1.2.3. FYZIKÁLNÍ PARAMETRY .....	11
2.1.2.4. MIKROBIÁLNÍ SPOLEČENSTVA .....	12
2.2. NÍZKOMOLEKULÁRNÍ ORGANICKÉ KYSELINY .....	14
3. PRAKTICKÁ ČÁST .....	18
3.1. METODIKA PRÁCE .....	18
3.1.1. POPIS LOKALITY .....	18
3.1.2. ODBĚR VZORKŮ .....	20
3.1.3. ANALÝZA VZORKŮ .....	21
3.1.3.1. STANOVENÍ VLHKOSTI, $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ a $\text{pH}_{\text{BaCl}_2}$ .....	21
3.1.3.2. STANOVENÍ ROZPUŠTĚNÉHO ORGANICKÉHO UHLÍKU (DOC) .....	22
3.1.3.3. STANOVENÍ LMMA, ANIONTŮ A $\text{NH}_4^+$ .....	22
3.1.3.4. STANOVENÍ PRVKŮ .....	23
3.1.3.5. STANOVENÍ VÝMĚNNÝCH KATIONTŮ, $\text{H}^+$ , CEC, BS .....	23
3.1.3.6. STANOVENÍ PLOŠNÝCH ZÁSOB .....	24
3.1.3.7. IZOLACE DNA A ELEKTROFORÉZA .....	25
3.1.3.8. KVANTITATIVNÍ PCR A ILLUMINA SEKVENACE .....	26
3.1.3.9. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT .....	27
3.2. VÝSLEDKY .....	27
3.2.1. $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ .....	27
3.2.2. $\text{pH}_{\text{BaCl}_2}$ .....	28
3.2.3. VLHKOST .....	29
3.2.4. ROZPUŠTĚNÝ ORGANICKÝ UHLÍK (DOC) A OBSAHY PRVKŮ .....	30

3.2.5. KATIONTOVÁ VÝMĚNNÁ KAPACITA, BC, EA, BS .....	31
3.2.6. LMMOA .....	34
3.2.7. PLOŠNÉ ZÁSoby .....	40
3.2.8. SLOŽENÍ MIKROBIÁLNÍHO SPOLEČENSTVA .....	43
4. DISKUZE .....	47
4.1. ROZDÍLY V ZÁKLADNÍCH PŮDNÍCH CHARAKTERISTIKÁCH .....	47
4.2. VLIV NA NÍZKOMOLEKULÁRNÍ ORGANICKÉ KYSELINY .....	49
4.3. VLIV NA SLOŽENÍ MIKROBIÁLNÍHO SPOLEČENSTVA .....	50
5. ZÁVĚR .....	53
6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY .....	54

## SEZNAM OBRÁZKŮ

- Obrázek 1: *Rozdíly v  $pH_{H_2O}$  v různých hloubkách půdního profilu pro tři druhy dřevin*
- Obrázek 2: *Konfigurační vzorce některých LMMOA zjištěných v půdním roztoku*
- Obrázek 3: *Mapa umístění zájmového území v oblasti Jizerských hor*
- Obrázek 4: *Graf ukazující průběh  $pH_{H_2O}$  v půdních profilech*
- Obrázek 5: *Graf ukazující průběh  $pH_{BaCl_2}$  v půdních profilech*
- Obrázek 6: *Graf ukazující průběh koncentrace Ca v půdních profilech*
- Obrázek 7: *Graf ukazující průběh koncentrace Fe v půdních profilech*
- Obrázek 8: *Graf ukazující průběh CEC v půdních profilech*
- Obrázek 9: *Sloupcový graf zastoupení výměnné acidity (EA) a bazických kationtů (BC) v celkové kationtové výměnné kapacitě (CEC)*
- Obrázek 10: *Sloupcový graf znázorňující koncentrace jednotlivých LMMOA v půdních profilech*
- Obrázek 11: *Graf ukazující průběh koncentrací mravenčanů v půdních profilech*
- Obrázek 12: *Graf ukazující průběh koncentrací chinanů v půdních profilech*
- Obrázek 13: *Graf znázorňující rozložení plošných zásob DOC v  $kg\ ha^{-1}$  v půdním profilu*
- Obrázek 14: *Graf znázorňující rozložení plošných zásob mravenčanů v  $g\ ha^{-1}$  v půdním profilu*
- Obrázek 15: *Graf znázorňující rozložení plošných zásob šťavelanů v  $g\ ha^{-1}$  v půdním profilu*
- Obrázek 16: *Graf znázorňující relativní zastoupení jednotlivých zjištěných bakteriálních kmenů v půdních horizontech*



## SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: *Popis vzorkovaných půdních profilů na lokalitě Paličnick*

Tabulka 2: *Detekční limity pro vybrané LMMOA*

Tabulka 3: *Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM)  $pH_{H_2O}$  jednotlivých horizontů*

Tabulka 4: *Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM)  $pH_{BaCl_2}$  jednotlivých horizontů*

Tabulka 5: *Průměrné koncentrace vybraných prvků ve vodném výluhu v jednotlivých horizontech*

Tabulka 6: *Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM) CEC ( $cmol^+ kg^{-1}$ ) jednotlivých horizontů*

Tabulka 7: *Průměrné koncentrace LMMOA ( $\mu mol kg^{-1}$ ) v jednotlivých horizontech*

Tabulka 8: *Základní statistické údaje charakterizující průměrné zastoupení LMMOA v celém půdním profilu*

Tabulka 9: *Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM) koncentrace mravenčanů ( $\mu mol kg^{-1}$ ) v jednotlivých horizontech*

Tabulka 10: *Hodnoty aritmetického průměru koncentrace jednotlivých LMMOA ( $\mu mol kg^{-1}$ ) v horizontu F*

Tabulka 11: *Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM) koncentrace chinanů ( $\mu mol kg^{-1}$ ) v jednotlivých horizontech*

Tabulka 12: *Hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu pro vztahy mezi vybranými LMMOA a různými proměnnými*

Tabulka 13: *Průměrné hodnoty plošných zásob LMMOA, některých aniontů, prvků a DOC*

Tabulka 14: *Hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu pro vztahy mezi vybranými bakteriálními kmeny a některými půdními charakteristikami na bukovém stanovišti*

Tabulka 15: *Hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu pro vztahy mezi vybranými bakteriálními kmeny a některými půdními charakteristikami na smrkovém stanovišti*

## SEZNAM ZKRATEK

BC (Base Cation) – suma bazických kationtů

BS (Base Saturation) – bazická saturace

CEC (Cation Exchange Capacity) – kationtová výměnná kapacita

EA (Exchange Acidity) – výměnná acidita

DOC (Dissolved Organic Carbon) – rozpuštěný organický uhlík

IC – iontově-výměnná chromatografie

ICP-OES – optická emisní spektrometrie s indukčně vázaným plazmatem

LMMOA (Low Molecular Mass Organic Acids) – nízkomolekulární organické kyseliny

OTU (Operational Taxonomic Unit) – operační taxonomická jednotka

pH<sub>H2O</sub> – aktivní půdní reakce

pH<sub>BaCl2</sub> – výměnná půdní reakce

SEM (Standard Error of Mean) – střední chyba průměru

## 1. ÚVOD

V České republice bylo v roce 2014 tvořeno 50,7 % plochy lesních porostů smrkem, což je nejvyšší zastoupení mezi jehličnatými stromy. Z listnatých stromů byl se svými 8 procenty nejzastoupenější buk a celkově mu tak patřila třetí příčka mezi nejčastěji se vyskytujícími dřevinami za smrkem a borovicí (MZe 2015). Toto rozložení vytváří ze smrku a buku dominantní zástupce dřevin v lesích České republiky. Lesy, a tím pádem i lesní půdy, se na rozloze republiky podílí ze 34 %, zatímco na území Evropy se jedná až o 44 %. Jak uvádí organizace FAO, která rok 2015 vyhlásila rokem půdy, hrají lesy a lesní půdy velice obsáhlou a interaktivní roli mezi složkami ekosystémů. Z toho důvodu je potřebné snažit se o lesních půdách získat co nejvíce informací, které by nám umožnily pochopit, jak tento složitý systém funguje. V České republice byly odrazovým můstkem pro začínající zájmy pedologie zejména události v osmdesátých letech minulého století, kdy došlo vlivem škodlivých exhalací tepelných elektráren k devastaci obrovských ploch lesů a lesních půd. Od té doby je lesním půdám věnována poměrně velká pozornost, na kterou se snaží navázat i tato diplomová práce.

Ačkoliv bylo o vlivu stromů na půdní vlastnosti napsáno velké množství prací a studium tohoto tématu má dlouhou tradici (například Ford and Deans 1978, Mikola 1985 nebo Potter et al. 1991), o působení stromů na obsah nízkomolekulárních organických kyselin (LMMOA) mnoho literatury neexistuje. Nízkomolekulární organické kyseliny sice tvoří pouze zlomek rozpuštěného organického uhlíku, nicméně je to jeho velice důležitá součást, která ovlivňuje půdní prostředí a chemické procesy v půdě. LMMOA působí na dostupnost živin, zvětrávání minerálů nebo jsou zdrojem C pro mikroorganismy (shrnutí například v Dinh et al. 2017, Adeleke et al. 2017). Právě složení půdního mikrobiálního bakteriálního společenstva je věnována další část této práce. Podle některých studií by i půdní bakteriální edafon měl být ovlivněn působením stromového patra (Urbanová et al. 2015, Uroz et al. 2016).

Cílem této práce je zjistit, jestli se liší chemické vlastnosti lesních půd, jejichž stromové patro je tvořeno výlučně bukem lesním, nebo smrkem ztepilým. Dalším cílem je zjistit, zda existuje v těchto půdách rozdíl v obsahu a zastoupení nízkomolekulárních organických kyselin. Posledním cílem je odhadnout, zda mají rozdíly ve stromovém patře vliv na složení půdního bakteriálního společenstva. Při přípravě metodiky k diplomové práci byly stanoveny následující hypotézy:

- Stromové patro funguje jako jeden z půdotvorných faktorů.
- Lesní půdy, na nichž je stromové patro tvořené pouze bukem lesním, nebo pouze smrkem ztepilým, se liší v obsazích a zastoupení LMMOA a struktuře bakteriálního společenstva.

## 2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

### 2.1. VLIV STROMŮ NA PŮDU

Stromové patro je jako součást vegetace jedním z půdotvorných faktorů a na půdní prostředí má zásadní vliv z hlediska chemického, fyzikálního i biologického. Jednotlivé druhy stromů působí na půdu částečně odlišným způsobem, což je odvozené od produkce opadu různé kvality a jeho distribuce v půdním profilu, rozložení korunové části stromu a povrchu listů a jehlic, s čímž souvisí množství a změna složení podkorunových srážek, případně velikost stoku po kmeni. I příjem živin z půdy a vliv na vodní režim je druhově závislý. Stromy ovlivňují vlastnosti půdy i v důsledku součinnosti při zvětrávání minerálů, které je zvyšováno při klesajícím pH a rostoucí produkci organických kyselin. Jako celek má pak lesní ekosystém význam při tvorbě mikroklimatu na stanovišti (Augusto et al. 2002).

Těmito způsoby stromové patro ovlivňuje pH jednotlivých horizontů půdy, jejich bazickou saturaci, zásoby a formy jednotlivých prvků, koloběh C a N, a tím i biologickou složku půdy. To vše má zpětně vliv na strukturu a složení vegetace rostoucí na půdě. Tzv. „stromový efekt“ je evidentní zejména v prvních deseti centimetrech půdy, nicméně některé projevy tohoto efektu mohou být zaznamatelné i ve čtyřiceti centimetrech profilu (Augusto et al. 2003, Finzi et al. 1998). V hlubších vrstvách půdy působí stromy na fyzikální a chemické vlastnosti půdy hlavně v oblasti rhizosféry.

Bylo zjištěno, že z pohledu dlouhodobého vývoje půd se vliv stromů projevuje relativně brzy. Na původně zemědělských půdách může být stromový efekt prokazatelný v minerálních horizontech už 30 let po zalesnění (Hagen-Thorn et al. 2004b). V jižním Švédsku bylo prokázáno, že jedna doba obmýtí lesa stačí na to, aby se v lesních půdách pod různými druhy stromů vytvořily prokazatelné rozdíly v chemismu (Hansson et al. 2011). Ukázalo se, že lokální změnu chemismu půdy, zejména organických horizontů, mohou přinést i příměsi jednotlivých stromů v porostu (Schua et al. 2015).

### 2.1.1. ZPŮSOBY VLIVU STROMOVÉHO PATRA

#### 2.1.1.1. SRÁŽKY

Mnoha pracemi byl prokázán jednoznačný vliv stromového patra na změnu chemismu srážek, který je druhově specifický (Augusto et al. 2002, Legout et al. 2016, Potter et al. 1991). Při přímém kontaktu srážek s listovou plochou stromů dochází k chemické interakci mezi vodou a listy, a navíc k nabohacení srážek o ionty, které se usazují na listech během suché depozice. Tento proces vede k vytvoření rozdílů mezi chemickým složením podkorunových srážek (throughfall) a srážek celkových (bulk). Jehličnaté stromy mají větší specifickou listovou plochu (LAI) než listnaté stromy, navíc jsou stálezelené, proto je i míra interakce mezi listovím a srážkami významnější (Jung et al. 2011). Srážky zachycené stromy zaznamenávají ještě jedno rozrůznění v transportu směrem k půdě. Voda zachycená na listech může skapávat (typický throughfall) na půdu nebo může stékat po větvích a kmeni do bezprostřední blízkosti pařezu a obohacovat tak prostředí v přímé blízkosti kmene. Tento jev je v anglické literatuře nazýván stemflow, neboli stok po kmeni. V mladém lese tvořeném sitkou (*Picea sitchensis*) může stok po kmeni odvést k půdnímu povrchu až 27 % všech spadlých srážek (Ford and Deans 1978). To, jaký bude poměr mezi podkorunovými srážkami a přímým stokem po kmeni, závisí na geometrii korun, která se mezidruhově velice liší. Při porovnávání dvou kanadských druhů stromů, javoru cukrového (*Acer saccharum*) a borovice smolné (*Pinus resinosa*), bylo zjištěno, že stok po kmeni u javoru je až o jeden řád větší než stejný typ transportu u borovice (Bialkowski and Buttle 2015).

Jehličnaté porosty velice účinně vychytávají suchou horizontální depozici, proto jsou podkorunové srážky na těchto stanovištích oproti celkovým srážkám obohacené například o  $\text{SO}_4^{2-}$  (Jung et al. 2011). V některých případech může být nabohacení srážek velice významné, jako referuje např. Oulehle et al. (2005), který popisuje, že na smrkovém stanovišti mohou být až dvojnásobné spady síry ve srovnání s bukovým stanovištěm (14 vs. 7 kg ha<sup>-1</sup> rok<sup>-1</sup>). Augusto et al. (2002) poukazuje na dvoj až třínásobně zvýšenou depozici síry na lokalitách se smrkem ztepilým, případně borovicí lesní oproti otevřeným plochám. Tyto výsledky se shodují i s prací Rothe et al. (2002), která na kontrastních lokalitách smrku a buku ukazuje podobný trend nejen pro  $\text{SO}_4^{2-}$ , ale i pro  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$ . Síraný i nitrátý posléze mohou v půdě způsobit acidifikaci. Ta zapříčiňuje snížení pH půdního roztoku, nebo vymytí bazických kationtů. V neposlední řadě vede ke zvýšení obsahu mobilního hliníku, který je v mocenství tři toxický pro rostliny (Legout et al. 2016).

Významným faktorem, který mění složení podkorunových srážek, je interakce mezi apoplastem listů a srážkovou vodou, při které dochází k nabohacení o některé ionty ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ) a DOC (Augusto et al. 2002). Děje se tak na základě pasivní difúze nebo aktivní výměny  $\text{H}^+$  z vodního roztoku srážek, přičemž tyto děje se dle Potter et al. (1991) podílí na obohacení srážek kationty skrze interakce s listy ze 30, respektive 70 %. Práce Jung et al. (2011) ukazuje, že listnaté stromy (v tomto případě topol osikovitý – *Populus tremuloides*) uvolňují ze svých listů větší množství kationtů než jehličnany, konkrétně borovice banksova (*Pinus banksiana*). Podobně i Rothe et al. (2002) tvrdí, že z měkkých bukových listů se kationty ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ) uvolňují snadněji než z tvrdých smrkových jehlic. To může vést k obohacení podkorunových srážek až o 2,5násobek hodnoty naměřené u srážek na volné ploše (pro  $\text{K}^+$  a  $\text{Cl}^-$ ), respektive o dvojnásobek v případě  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$  (Potter et al. 1991). Při kontaktu s listy a jehlicemi dochází i k uvolňování organických látek. Nejvyšší koncentrace DOC byly v práci Arisci et al. (2012) naměřeny na stanovištích dubu ceru (*Quercus cerris*) a smrku ztepilého (*Picea abies*), nejnižší na stanovištích buku lesního (*Fagus sylvatica*) a modřínu opadavého (*Larix decidua*), což poukazuje na význam celoroční přítomnosti listů a velikosti LAI pro potenciál změny chemismu srážek.

Obecně lze tvrdit, že podkorunové srážky pod jehličnany vykazují vyšší koncentraci  $\text{H}^+$  v porovnání se srážkami na volné ploše, zatímco na listnatých stanovištích jsou zásaditější. Tento jev je způsoben více faktory, mezi něž lze zařadit výše zmíněný účinný záchyt  $\text{SO}_4^{2-}$  na jehlicích, větší náchylnost k uvolňování organických kyselin z jehlic do vodního roztoku nebo menší schopnost jehličnanů adsorbovat  $\text{H}^+$  ze srážkové vody (Jung et al. 2011, Kowalska et al. 2016). pH srážek ve smrkovém porostu může poté vykazovat hodnoty až o několik desetin nižší než na bukovém stanovišti (Bradová et al. 2015, Oulehle et al. 2005).

#### **2.1.1.2. OPAD**

Složení listového opadu, který je dalším zdrojem živin do systému půd, se druhově liší, přičemž lze tvrdit, že jehličnany mají živinami méně bohatý a hůře rozložitelný opad než listnaté stromy (Ayres et al. 2009, Berger et al. 2006). Základním ukazatelem kvality opadu je poměr C:N, případně lignin:N. Zde platí, že čím nižší hodnoty poměru opad vykazuje, tím lépe je rozložitelný, a tedy kvalitnější. V porovnání několika druhů významných evropských dřevin se ukázalo, že nejvyšší poměry C:N vykazuje opad smrku a borovice (*Pinus sylvestris*), které jsou následovány jedlí (*Abies alba*) a douglaskou (*Pseudotsuga menziesii*), zatímco listnaté druhy mají poměry nižší (Augusto et al. 2003). Langenbruch et al. (2012) ve své práci porovnává složení opadu některých listnatých dřevin, konkrétně buku (*Fagus sylvatica*), jasanu (*Fraxinus excelsior*) a lípy (*Tilia sp.*). Z výsledků je zřejmé, že opad buku je nejméně kvalitní, díky nejvyššímu poměru C:N (buk 50,1; jasan 32,6; lípa 32,2) i lignin:N (buk 7,5; jasan 4,0; lípa 4,4).

Kvalita opadu určuje, jak mocné budou organické horizonty na stanovištích. Při porovnání tří evropsky významných dřevin se ukázalo, že nejvíce akumulované organické hmoty se nachází na stanovištích smrku, následovaných borovicí, přičemž nejméně organické hmoty je na stanovišti břízy (Hansson et al. 2011). Snížená kvalita opadu vede k jeho pomalejší dekompozici, při níž je uvolňováno větší množství organických kyselin a je zbržděn proces vracení bází do půdy (Hagen-Thorn et al. 2004b, Hansson et al. 2011).

Velké rozdíly se projevují i v obsahu bazických kationtů v opadu. Ve výše zmíněné práci uvádí Langenbruch et al. (2012), že nejnížší obsahy Ca a Mg byly naměřeny u buku a nejvyšší u jasanu. Tyto výsledky jsou částečně v souladu s prací Hagen-Thorn et al. (2004a), v níž je porovnáváno chemické složení opadu a dřeva u šesti evropsky významných dřevin. I zde autoři popisují příznivé složení opadu lípy a jasanu, přičemž nejvyšší koncentrace Ca ( $17,29 \text{ mg g}^{-1}$ ) se nachází u lípy, zatímco Mg ( $3,54 \text{ mg g}^{-1}$ ) u jasanu. Téměř všechny živiny (K, Mg, S) jsou obsaženy nejméně v opadu i dřevní hmotě smrku. Buk, bříza a dub vykazují střední hodnoty. Při bližším porovnání smrku a buku, dochází Berger et al. (2009) k závěru, že kvalita bukového opadu je větší než smrkového. V této studii byly prokázány významné mezidruhové rozdíly v koncentracích N, S, Ca, Mg, K, Na a Fe.

Při posuzování kvality a množství opadu a z něho tvořených organických horizontů musí být bráno v úvahu i patro bylinné, protože v některých případech, například u břízy, může být hmota opadu ze stromů podobna tomu z bylinného patra. Nejenže stromy mohou měnit půdní podmínky, ale mají vliv i na propustnost světla, a tím dotváří mikroklima daného stanoviště. Vegetace zapojených jehličnatých lesů bývá tradičně více oligotrofní a acidózní v porovnání s listnatými porosty. V monokulturních smrkových lesích převažuje zejména patro mechové, zatímco úplným opakem jsou rozvolněné listnaté lesy (Augusto et al. 2003).

Díky výše zmíněným faktorům dochází k rozrůznění základních chemických parametrů půdy, které se nejvíce odlišují ve svrchních organických horizontech, přičemž s rostoucí hloubkou se rozdíly spíše stírají. Kvalita opadu a charakter srážek ovlivňují zejména vrstvu několika prvních centimetrů, zatímco změny pozorované ve větších hloubkách mohou být zapříčiněny spíše činností kořenů a vlivem matečné horniny (Hagen-Thorn et al. 2004a).

### 2.1.1.3. RHIZOSFÉRA

Další způsob, kterým stromy ovlivňují půdní prostředí, je prostřednictvím rhizosféry. Toto prostředí, kde dochází k interakci kořenů, půdy a mikroorganismů je z důvodu příjmu živin pro stromy esenciální. Procesy, ke kterým v rhizosféře dochází a mezi něž patří příjem a vylučování látek kořeny a mikroorganismy a respirace, způsobují změnu půdních charakteristik, zejména pH a Eh, parciálního tlaku  $O_2$  a  $CO_2$ , koncentrace živin i toxických prvků atd. (Hinsinger et al. 2006). Tím vznikají odlišitelné rozdíly mezi chemismem rhizosféry a celkové půdy (Gobran et al. 1998).

Mezi oběma složkami se ovšem nenalézá ostrá hranice, jedná se spíše o pomalou změnu. Ačkoliv hodnoty CEC, BS i organické hmoty přes rok kolísají, lze celoročně naměřit jejich vyšší hodnoty v rhizosféře než v půdě celkové. To vypovídá o vysoké biologické aktivitě rhizosféry, která způsobuje dostatečné zásobování prostředí živinami, jež jsou posléze využity kořeny. To je realizováno zejména prostřednictvím zvětrávání minerálů pomocí organických kyselin a vodíkových protonů uvolňovaných mikroorganismy a kořeny (Collignon et al. 2011a). Wang et al. (2001) pozoroval podobný trend i pro koncentraci  $Al^{3+}$ . Collignon et al. (2011b) dále uvádí, že množství bakterií naměřených v rhizosféře je výrazně vyšší než v okolní půdě, a to zejména bakterií, které se podílejí na zvětrávání minerálů. Stejný princip byl zaznamenán pro smrk i pro buk.

Vlastnosti rhizosféry jsou zčásti druhově závislé. Rhizosféra vytvořená v okolí kořenů smrku má například pH nižší než okolní půda, na rozdíl od listnatých stromů, u nichž žádný významný gradient patrný není (Calvaruso et al. 2009). Další rozdíly mohou být patrné v koncentraci výměnného K, která je větší v rhizosféře buku i smrku v porovnání s celkovou půdou. Stejný trend byl vysledován i pro Fe v půdě smrkového porostu (Uroz et al. 2016). K odlišným závěrům dochází ve své práci Phillips and Fahey (2006), kteří žádné významné rozdíly v pH mezi půdou a rhizosférou nenaměřili, ačkoliv porovnávali jehličnaté i listnaté stromy.

Zásadní mezidruhové rozdíly jsou viditelné ve složení mikrobiálních společenstev rhizosféry, přičemž se zdá, že je strategií stromů upřednostňovat takové skupiny mikroorganismů, které dokáží co nejúčinněji zvětrávat minerály (Collignon et al. 2011b). Kořeny stromů se tak snaží, v asociaci s mikroorganismy, vytvořit živinově co nejprůhodnější prostředí pro svůj růst (Collignon et al. 2011a). Rhizosféra buku i smrku je oproti okolí obohacena například o bakterie rodu *Burkholderia*, přičemž za stejných podmínek bylo významně více *Burkholderie* v rhizosféře smrku (Uroz et al. 2016). Collignon et al. (2011b) dále zjistil rozdíly mezi obdobími nejvyšší aktivity mikrobiálních společenstev rhizosféry během roku. Zatímco ve smrkovém lese nastává nejvyšší aktivita na jaře a v létě, v bukovém lese se



podobný vrchol dostavuje až na podzim. Jak uvádí Marschner et al. (2004), je druhová skladba rhizosféry ovlivněna mnoha faktory, každopádně druhově specifický vliv kořenů je neoddiskutovatelný. Zdá se, že na fungování rhizosféry má vliv i to, jaký typ symbiózy je udržován mezi kořeny stromu a houbami. Stromy s ektomykorhizou (např. smrk ztepilý, dub červený – *Quercus rubra*) mají větší vliv na mikrobiální aktivitu a dostupnost živin než stromy se symbiózou arbuskulární, neboli endomykorhizní (např. trnovník akát – *Robinia pseudoacacia*, javor cukrový – *Acer saccharum*). Ektomykorhizní rhizosféra více podporuje mineralizaci N, který je tím ve větší míře zpřístupňován kořenům, a v jejím prostředí lze naměřit větší tok C než v arbuskulární rhizosféře. Dále je v ní produkováno větší množství enzymu fosfatázy, který zpřístupňuje půdní P (Phillips and Fahey, 2006). Všechny tyto výsledky ale musí být brány s rezervou, neboť koloběhy jednotlivých látek v rhizosféře záleží vždy na různých faktorech, mezi něž musí být započteno půdní pH, iontová bilance, koncentrace O<sub>2</sub> a CO<sub>2</sub> atd. (Hinsinger 2001).

Kořeny uvolňují do půdy látky, které se dají rozdělit do dvou skupin. První skupinou jsou nízkomolekulární látky, tzv. sekundární metabolity, mezi něž patří organické kyseliny, cukry nebo aminokyseliny. Literatura uvádí, že celkově mohou kořeny rostlin uvolňovat až 100 000 druhů sekundárních metabolitů (Bais et al. 2004). K druhé skupině lze zařadit látky vysokomolekulární, jako jsou polysacharidy a proteiny (Badri and Vivanco 2009, Haichar et al. 2014). Navíc jsou kořeny v elongační zóně produkovány i tzv. hraniční buňky, které mají za úkol vytvářet kořenu bariéru před poškozením (Hawes et al. 2000). Působení těchto látek v rhizosféře má širokou amplitudu. Některé sekundární metabolity jako například seskviterpeny u čeledi *Solanaceae* plní obrannou funkci, další látky se podílejí na komunikaci mezi kořeny a symbiotickým organizmem. Do této skupiny lze zařadit například hormony strigolaktoniny, které pomáhají vytvořit symbiózu mezi arbuskulárními mykorhizními houbami a kořenem. Dalšími funkcemi kořenových sekundárních metabolitů jsou inhibice nitrifikace z důvodu udržení N v rhizosféře, chemoatrakce bakterií (například rodu *Pseudomonas*, *Rhizobium* nebo *Agrobacterium*), zvyšování dekompozice půdní organické hmoty a stimulace rozpouštění minerálů (Bais et al. 2004, Haichar et al. 2014). Mikrobi v prostředí rhizosféry produkují velké množství vodíkových protonů, které mají za úkol zvyšovat míru zvětrávání v okolí kořenů a zpřístupňovat tak živiny. V porovnání s okolní půdou prokazují mikrobi z rhizosféry lepší schopnosti v okyselování prostředí a v uvolňování železa z biotitu, tedy ve zvětrávání (Calvaruso et al. 2010).

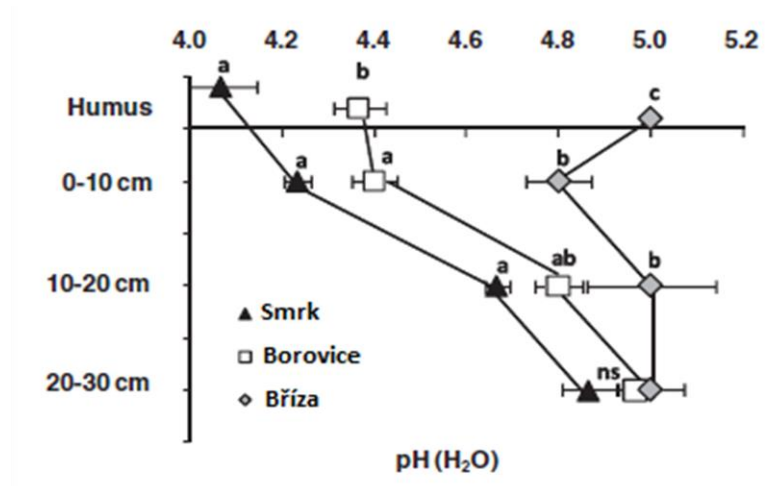
### **2.1.2. DOPADY VLIVU STROMOVÉHO PATRA**

Významné mezidruhové rozdíly byly zaznamenány pro hodnoty půdního pH (Augusto et al. 2003, Bradová et al. 2015, Hagen-Thorn et al. 2004a, Hansson et al. 2011, Langenbruch et al. 2012, Legout

et al. 2016). Jehličnaté stromy prokazatelně způsobují pokles pH oproti stromům listnatým. Svrchní části půdy pod smrkem a borovicí vykazují kyslejší reakci než půdy na stanovištích buku (*Fagus sylvatica*) nebo dubu (*Quercus petraea*, *Quercus robur*) (Augusto et al. 2002). Největší rozdíly bývají naměřeny mezi smrkem a lípou. Zde se může  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  v prvních deseti centimetrech minerálních horizontů půdy lišit až o 1,2 (smrk 4,3; lípa 5,5). Hodnoty ostatních pozorovaných dřevin se pohybují mezi těmito dvěma druhy v pořadí dub = jasan > bříza > buk, ale signifikantně se odlišují od smrku (Hagen-Thorn et al. 2004a). Trochu jiné výsledky přinesla švédská studie, která pro pH v O-horizontu stanovila následující pořadí: jilm (5,87) > jasan > habr > buk > dub > smrk (4,23). Nicméně i v tomto případě platí, že všechny listnaté druhy se v působení na pH svrchní části půdy významně liší od smrku (Oostrá et al. 2006).

Podle souhrnné práce Augusto et al. (2002) existuje několik důvodů, kvůli kterým vystupuje smrk jako acidifikující druh. Je to zejména velký specifický listový povrch, málo kvalitní, špatně rozložitelný opad, množství protonů a kyselin, které se uvolňuje kořeny při příjmu živin, změna mikroklimatu a v hospodářsky využívaných lesech také pravidelná ztráta biomasy v důsledku těžby.

Podle některých studií se s rostoucí hloubkou mezidruhové rozdíly v půdním pH ztrácejí a pH narůstá (viz obrázek 1) (Hansson et al. 2011). V hloubce 20–30 cm referuje Hagen-Thorn et al. (2004a) o nárůstu  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  oproti hloubce 0–10 cm a téměř vyrovnaném pH pro všechny sledované listnaté druhy. Ačkoliv smrk se od hodnot listnáčů odlišuje významně (o 0,6 kyslejší), přesto i u něj je zaznamenán mírný nárůst. Oulehle et al. (2005) popisuje podobný trend pro buk a smrk, kdy  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  vzrostlo u smrku v 90-ti centimetrovém půdním profilu z hodnoty 3,66 na 4,38 a u buku z hodnoty 4,45 na 4,54.



**Obr. 1:** Rozdíly v  $pH_{H_2O}$  v různých hloubkách půdního profilu pro tři druhy dřevin ( $n = 3$  smrk, borovice,  $n = 2$  bříza; metoda nejmenších čtverců). Rozdílná písmena znamenají významný mezidruhový rozdíl ( $P < 0,05$ ), ns = rozdíl není signifikantní). Převzato a upraveno z Hansson et al. 2011.

Také obsahy jednotlivých kationtů v půdních horizontech se liší v závislosti na druhovém složení stromového patra. Už Finzi et al. (1998) studoval chemismus lesních půd pod šesti různými druhy stromů. Zjistil, že například obsahy výměnného Al a Fe negativně korelují s hodnotami půdního pH a částečně s obsahem Ca a Mg. Mezi studovanými druhy byly zaznamenány nejvyšší obsahy Fe a Al a nejnižší hodnoty pH v půdě pod porostem jehličnatého jedlovce kanadského (*Tsuga canadensis*), zatímco opačný trend byl pozorován u javoru cukrového (*Acer saccharum*). Vysoké obsahy  $H^+$  v kyselých půdách, a tím i zvýšená mobilita Fe a Al vedou podle něj k vytěšňování bazických kationtů z půdního sorpčního komplexu, což může zapříčinit jejich vyplavení a ztrátu z ekosystému.

Collignon et al. (2011a) tvrdí, že koncentrace hlavních bazických kationtů s narůstající hloubkou klesají, a to nezávisle na druhovém složení stromového patra. Na druhou stranu Berger et al. (2006) se věnoval transportu Ca v půdě a došel k názoru, že na stanovištích smrku dochází díky větší acidifikaci k vyplavování Ca kationtů ze svrchních horizontů a jejich obohacení v nižších partiích půdního profilu.

Špatně rozložitelný jehličnatý opad způsobuje, že se v organických horizontech půdy akumuluje humus, a tím dochází ke zvýšení kationtové výměnné kapacity. Z toho důvodu jsou hodnoty CEC na smrkových stanovištích vyšší než na bukových (Berger et al. 2006). Sorpční místa CEC ovšem bývají obsazena bazickými kationty více na listnatých stanovištích (Hansson et al. 2011). Oostrá et al. (2006) ukazuje, že v organických horizontech je nejvyšší bazická saturace (77,9 %) pod jilmem, zatímco pod

smrkem dosahuje BS pouhých 9,8 %. Srovnání šesti druhů stromů vypadá v jeho práci takto: jilm > jasan > habr > dub > buk > smrk. V půdním profilu vykazují CEC i BS podobný trend jako pH, tzn. klesají s narůstající hloubkou a rozdíly způsobené odlišným složením stromového patra se stírají (Oostra et al. 2006).

Mezidruhové rozdíly v obsahu kationtů mohou být způsobeny kvantitativně a kvalitativně odlišnou produkcí organických kyselin při rozkladu opadu, rozdílnými potřebami při příjmu živin kořeny, odlišnými strategiemi zakořeňování (hluboké vs. mělké kořeny) a také rozdílným chemickým složením zvětrávající mateřské horniny (Fitzi et al. 1998, Hansson et al. 2011).

#### **2.1.2.1. DEKOMPOZICE ORGANICKÉ HMOTY**

Rychlost rozkladu organické hmoty závisí v první řadě na její kvalitě, která, jak už bylo zmíněno v kapitole o opadu, se v závislosti na druhu stromu liší. Proto naměřil Langenbruch et al. (2012) v organických horizontech větší množství organického C a celkového N pod bukem než pod jasanem, zatímco v minerálních horizontech byla situace odlišná. Srovnání tří dalších dřevin: smrku, borovice a břízy opět potvrzuje výše zmíněnou závislost na kvalitě opadu. Smrkové stanoviště vykazuje největší celkovou plošnou zásobu C ( $7270 \text{ g m}^{-2}$ ), přičemž největší akumulace se dá vysledovat v horizontu L a F a s hloubkou má klesající trend. Naopak u břízy dochází k navyšování obsahu organické hmoty až do hloubky cca 10 cm při nejnižší celkové plošné zásobě C ze všech tří dřevin ( $4084 \text{ g m}^{-2}$ ). Výsledky pro borovici spadají do intervalu mezi smrkem a břízou. Chování a distribuce N ukazuje podobné trendy jako u C (Hansson et al. 2011).

Dalším faktorem, kterým stromy ovlivňují rychlost dekompozice je i to, jaký typ porostu vytvářejí. Mikola (1985) uvažuje, že pod břízou se hromadí nejméně organické hmoty i proto, že tvoří prosvětlené porosty s příznivými světelnými a teplotními podmínkami, zatímco hustě zavěšené jehličnaté stromy tvoří méně vhodné mikroklima.

Leuschner et al. (2006) odkrývá ve své práci souvislost mezi obsahem N a  $\text{Al}^{3+}$ . Udává, že zvýšená koncentrace toxické formy hliníku inhibuje aktivitu mikroorganismů a způsobuje tak nižší rychlosti dekompozice organické hmoty, která se hromadí v organických horizontech a nemůže být zabudována do horizontů minerálních.

### 2.1.2.2. CHEMISMUS HLINÍKU

V lesních ekosystémech jsou dalšími důležitými půdními parametry obsah a speciace hliníku. Sledování tohoto parametru je potřebné zejména proto, že trojmocná forma hliníku je známá svými toxickými účinky, zatímco hliník komplexovaný s organickou hmotou nepředstavuje v prostředí větší riziko. Hlavními zdroji Al jsou opad a zvětrávání alumosilikátů (Markewitz and Richter 1998).

Koncentrace Al a jeho speciace silně závisí na chemii půdních horizontů a vegetačním pokryvu, protože ty určují, jaká bude půdní reakce a jaké množství snadno rozložitelné organické hmoty. Nejvyšší koncentrace výměnného a slabě vázaného organického hliníku se dají vysledovat v organických horizontech, kde dochází vlivem různě kyselých srážek k vytěsnění iontové formy Al ze sorpčního komplexu (Mládková et al. 2005). Se vzrůstající hloubkou byly nezávisle na vegetačním pokryvu pozorovány snižující se koncentrace této formy hliníku (Bradová et al. 2015). Opačný je trend pro další formu Al, netoxickou, vázanou v organokomplexech, která je díky svým hydrofilním vlastnostem transportována půdním profilem a dochází k jejímu nabohacení v minerálních horizontech (Mládková et al. 2005). Také Borůvka et al. (2005) popisuje, že koncentrace výměnného Al ( $Al_{KCl}$ ) jsou celkově vyšší v O horizontu než v porovnávaném horizontu B. Opačný trend sleduje pro silně vázaný organický Al (extrakce pomocí  $Al_{Na_4P_2O_7}$ ). Na rozdíl od předchozích prací ale zdůrazňuje, že faktory mající vliv na chování Al se v horizontu O a B odlišují. Zatímco v B horizontu se jedná především o geologii a půdní procesy, je O horizont ovlivněn více faktory, neboť se jedná, jak popisuje Bradová et al. (2015) organické horizonty, o nejdynamičtější části půdy vzhledem k neustálým interakcím s atmosférou a opadem. Právě špatně rozložitelný opad na smrkovém stanovišti způsobuje hromadění organické hmoty, s čímž souvisí vyšší koncentrace  $Al_{Na_4P_2O_7}$  než v bukovém lese (Mládková et al. 2005).

### 2.1.2.3. FYZIKÁLNÍ PARAMETRY

Při srovnávání parametrů půd na stanovišti topolu (*Populus tremuloides*), borovice (*Pinus contorta*) a smrku (*Picea engelmannii*), došel Ayres et al. (2009) k závěru, že půdy na listnatém stanovišti vykazují vyšší hodnoty vlhkosti než půdy jehličnanů. Výsledek zdůvodňuje nižší transpirací, která je způsobena opadem listů v mimovegetační době, a tedy nižší ztrátou vody během roku. K podobným výsledkům došel i Vesterdal et al. (2012), který popisuje, že hodnoty půdní vlhkosti (v 5 cm hloubky) se mezi zkoumanými druhy významně liší. Zdaleka nejnižší vlhkost byla naměřena pro smrk, nejvyšší pro javor, ostatní zkoumané druhy vykazovaly hodnoty pohybující se v prostředku (dub, lípa, buk, jasan).

Dalším rozdílem, který je patrný mezi druhy stromů, je způsob jejich kořenění v půdě. Je obecně známo, že smrk soustředí většinu svého kořenového systému do svrchních partií půdy, zatímco například buk koření hlouběji. Zajímavé je pozorovat, jak reagují tyto druhy na smíšeném stanovišti. Zdá se, že v přítomnosti buku se smrkový kořenový systém stahuje do ještě mělčích částí půdy, z čehož je patrná větší konkurenceschopnost buku, u kterého zůstává hloubka zakořenění nezměněna. Smrk sice bude v mělčích horizontech v kontaktu s většími koncentracemi živin, to je ale kompenzováno zvýšenou nestabilitou a rizikem nedostatku vody (Schmid and Kazda, 2001). Díky mělce kořenicímu systému tak smrk ovlivňuje mělčí část půdního horizontu než hlouběji kořenicí stromy (Hansson et al. 2011). Podobný trend byl zaznamenán také pro dva severoamerické druhy dřevin, mělce kořenicí jedlovec kanadský a hlouběji kořenicí javor cukrový (Dijkstra et al. 2001).

Liší se i teplota naměřená v půdě. Například jasanová stanoviště vykazují tendence k vyšším teplotám než smrková. To je zřejmě způsobeno vyšší propustností světla a nižším specifickým listovým povrchem u listnatých stromů (Vesterdal et al. 2012).

#### **2.1.2.4. MIKROBIÁLNÍ SPOLEČENSTVA**

Mikroorganismy mají pro půdu zásadní význam. Ovlivňují koloběhy jednotlivých látek, a tím výživu stromů a bylin, protože se přímo účastní zpřístupňování a transportu živin, které jsou obsaženy v organické hmotě a v minerálech (Uroz et al. 2016). Půda zřejmě představuje prostředí s největší mikrobiální diverzitou ze všech životních prostředí na Zemi (Daniel 2005). Uvádí se, že gram lesní půdy obsahuje  $4 \cdot 10^7$  prokaryotických buněk a gram obdělávané půdy, případně pastviny až  $2 \cdot 10^9$  prokaryotických buněk (Daniel 2005, Richter and Markewitz 1995). Struktura mikrobiálního společenstva v lesní půdě je velice proměnlivá, a to jak v čase, tak v prostoru (Pfeiffer et al. 2013, Žifčáková et al. 2016). Pfeiffer et al. (2013) analyzoval půdní vzorky pod javorem klenem (*Acer pseudoplatanus*), bukem lesním, jasanem ztepilým, habrem obecným a lípou srdčitou. Mezi dominantní kmeny bakterií patřily následující: *Proteobacteria* (53,9%), *Chloroflexi* (12,6%), *Actinobacteria* (10,6%), *Acidobacteria* (7,2%), *Cyanobacteria* (6,4%), *Planctomycetes* (2,5%), *Firmicutes* (2,1%), *Nitrospirae* (1,7%).

V obsáhlé práci Priha (1999) je diskutováno, jakými způsoby ovlivňuje druhová skladba stromového patra půdní mikrobiální charakteristiky. Patří sem chemické složení opadu, rozdílná distribuce kořenů a složení jejich exudátů, odlišnosti v mikroklimatu a ve skladbě bylinného patra. Tyto faktory působí nepřímo změnou pH, CEC, BS, poměru C/N atd. Stejně jako u ostatních půdních charakteristik, i u složení mikrobiálních společenstev je patrný tzv. efekt rhizosféry. Při porovnávání mikroorganismů

vyskytujících se v těsné blízkosti kořenů dubu a těch žijících v okolní půdě, došel Uroz et al. (2010) k závěru, že se tato prostředí liší. Zatímco v rhizosféře dominovaly třídy *Beta-*, *Gammaproteobacteria* a neklasifikovatelná *Proteobacteria*, v okolní půdě byly nejčastěji zastoupeny třídy, které se nepodařilo zařadit do systému. Sami autoři přiznávají, že tento výsledek pouze demonstruje fakt, že půda ještě stále představuje nedostatečně prozkoumané prostředí. Zajímavé je, že se liší hlavní faktory, které ovlivňují mikrobiální společenstvo v rhizosféře a v celkové půdě. Zatímco v půdě je složení kontrolováno zejména kvalitou opadu, v rhizosféře jde o kořenové exudáty (Priha 1999).

Dalo by se očekávat, že jedním z vlivů bude i druhová diverzita stromového patra, ale jak ukazují výsledky práce Scheibe et al. (2015), počet druhů na ploše nemá na složení mikrobiálních společenstev vliv, zatímco samotný druh stromu je základním faktorem. Tato práce dále klade důraz i na jeden abiotický půdní parametr, který je ovlivňován mateřskou horninou, a ne stromovým patrem, a to je obsah jílu, který může modifikovat CEC, BS a tím mít vliv na mikroorganismy.

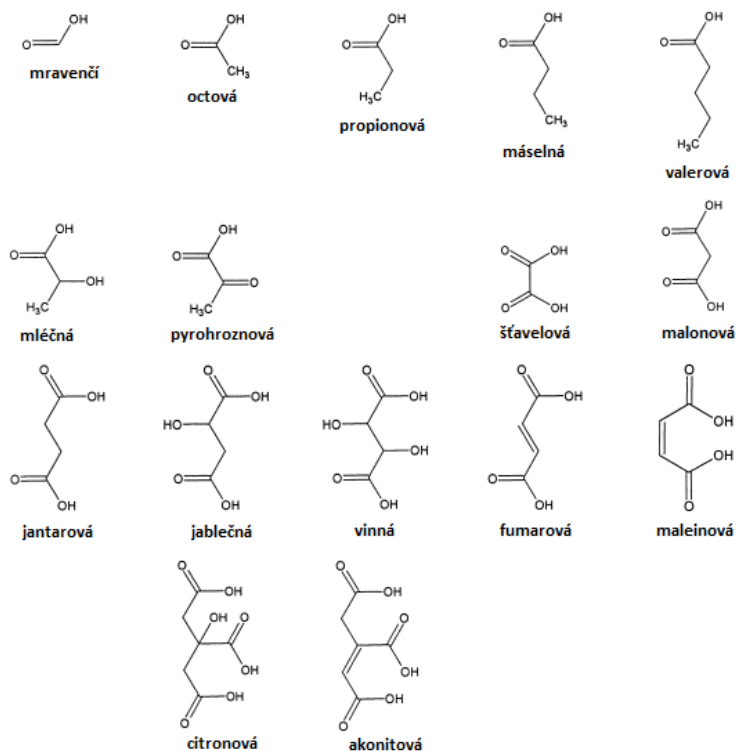
Ačkoliv dochází na jehličnatých stanovištích k akumulaci organické hmoty a zásoby C a N v půdě bývají větší než u listnatých stanovišť, podíl mikrobiálního C a N je v těchto půdách nižší (Kiikkilä et al. 2014). Při srovnání mikrobiálních charakteristik pod břízou, borovicí a smrkem došel Priha et al. (2001) k výsledkům, že největší mikrobiální biomasa se nalézá na stanovišti břízy, nejnižší u smrku. Stejný trend prokázal i pro obsah mikrobiálního N a pro rychlost mineralizace C. Ve srovnání s jehličnatými dřevinami má bříza podpůrný efekt pro činnost půdních mikrobů, a to jak díky příznivému opadu, tak i lepšímu mikroklimatu, a dokonce kvůli většímu množství labilního C, který je produkován kořeny (Mikola 1985, Priha et al. 2001).

Na základě tzv. PFLA analýzy (phospholipid fatty acids) dovedl Priha et al. (2001) popsat odlišnosti ve struktuře mikrobiálních společenstev pod třemi výše uvedenými dřevinami. V březovém porostu bylo zjištěno nejvyšší zastoupení aktinomycet a gram-negativních bakterií, zatímco gram-pozitivní bakterie byly hojnější v kyselých jehličnatých půdách. Přítomnost hůře rozložitelného opadu s vysokomolekulárními sloučeninami vytváří příznivější podmínky pro růst hub a utlumuje činnost bakterií (Kiikkilä et al. 2014). Proto je největší relativní zastoupení hub na jehličnatých stanovištích, nicméně i mezi listnatými druhy se dají vysledovat určité odlišnosti. Větší podíl hub na celkové biomase lze nalézt v bučinách, zatímco v lesích tvořených jasanem, či lípou je jejich podíl významně menší. Tento poznatek lze korelovat s kvalitou opadu (Scheibe et al. 2015).

## 2.2. NÍZKOMOLEKULÁRNÍ ORGANICKÉ KYSELINY

Nízkomolekulární organické kyseliny (LMMOA – low molecular mass organic acids) jsou sloučeniny tří prvků C, H, O, obvykle tvořené alifatickými mono-, di- a trikarboxylovými kyselinami, případně aromatickými sloučeninami kyselin benzoové a skořicové (Strobel 2001). Obecně patří organické kyseliny mezi slabé kyseliny s nízkou hodnotou  $pK_a$  (disociační konstanta acidity). Mezi LMMOA patří například kyselina mravenčí, octová, propionová, mléčná, šťavelová, maleinová, citrónová a další (viz obrázek 2).

Do půdy se LMMOA dostávají v malém množství prostřednictvím atmosférické depozice, převážná většina ale vzniká in situ jako produkty rozkladu půdní organické hmoty, jako exudáty kořenů, případně je uvolňují půdní mikroorganismy (Strobel 2001, Ryan et al. 2001). Chování LMMOA v půdě je těžko modelovatelné, neboť lehce podléhají různým reakcím, například sorpci, biodegradaci nebo komplexaci. Do určité míry lze chování předvídat, neboť například u sorpce platí, že nejslaběji se sorbují monovalentní organické kyseliny, nejsilněji trivalentní (Jones et al. 2003). Chování kyselin je ovlivněno i tím, že se v půdě a půdním roztoku vyskytují zejména ve formě aniontů (Hubová et al. 2017).



**Obr. 2:** Konfigurační vzorce některých LMMOA zjištěných v půdním roztoku (převzato ze Strobel 2001).



V lesních půdách se organické kyseliny obvykle podílejí na celkovém množství DOC méně než třemi procenty (Strobel et al. 1999, van Hees et al. 2000). Některé studie tvrdí, že podíl LMMOA na celkovém DOC může ve svrchních částech půdního horizontu dosáhnout až 10% (Strobel 2001). Stejná práce ukazuje, že di- a trikarboxylové kyseliny (kyselina šťavelová, citronová, jablečná aj.) mívají v půdním roztoku koncentraci o rozpětí 0–50  $\mu\text{M}$ , zatímco monokarboxylové kyseliny (kyselina mravenčí, mléčná aj.) 0–1 mM. V porovnání s běžnými anorganickými látkami vyskytujícími se v půdě, jako například  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{NO}_3^{2-}$ , se jedná o hodnoty o řád menší (Jones et al. 2003).

Samostatné LMMOA nemají v půdě dlouhého setrvání. Díky jejich jednoduché stavbě slouží totiž jako substrát pro půdní mikroorganismy. V organických horizontech fluktuují kyseliny rychleji, poločas rozpadu se zde pohybuje mezi 1 a 5 hodinami. Hluběji v profilu je koloběh pomalejší, ale i zde je poločas rozpadu velice krátký, a to 5–12 hodin (Jones 1998, Jones et al. 2003, van Hees et al. 2003a). Jones and Darrah (1994) odhadli průměrný poločas rozpadu citronanu v půdě na  $11,7 \pm 3,0$  hodiny.

Organické kyseliny se liší ve své reaktivitě, která určuje, jak ochotně podléhají jedné z hlavních reakcí, tj. adsorpci na pevnou fázi. Při srovnávání tří běžných LMMOA, došel van Hees et al. (2003b) k závěru, že pořadí kyselin je následující: šťavelan  $\geq$  citronan  $\gg$  octan. Rozdíly byly naměřeny i v celkovém množství kyselin, které byly nasorbovány v jednotlivých půdních horizontech, a to v pořadí: B > C > E > O. Autoři vysvětlují tento trend množstvím seskvioxidů, nacházejícím se v B horizontu, které poskytuje mnoho sorpčních míst. Objevili ovšem i velkou sorpci LMMOA v rhizosféře v organických horizontech, která může značně ovlivňovat účinnost kyselin při zvětrávání, zejména u šťavelanu a citronanu. Další studie nastiňují, že za přítomnosti velké koncentrace  $\text{Ca}^{2+}$ , může v organických horizontech docházet k srážení Ca-šťavelanu, který je nepřístupný pro mikroorganismy (van Hees et al. 2003a).

Nejvyšší koncentrace LMMOA lze v půdě nalézt v organických horizontech. Souběžně s hloubkou koncentrace klesá (van Hees et al. 2002, Sokolova 2015). Podobně vypadá i míra mineralizace kyselin. Nízká míra biodegradace v minerálních horizontech zřejmě není způsobená malou mikrobiální aktivitou, ale spíš výše zmiňovanou sorpcí kyselin na pevnou fázi, která zapříčiňuje nedostupnost kyselin pro mikroorganismy. Náchylnost k biodegradaci se liší u jednotlivých druhů organických kyselin. Při srovnání tří LMMOA (šťavelanu, octanu, citronanu) byla změřena významně vyšší mineralizace ve svrchních horizontech (O, E) u citronanu a šťavelanu v porovnání s octanem (van Hees et al. 2002). Doposud nebylo prokázáno, působí-li mikroorganismy jako zdroj, či spíše jako spotřebitelé LMMOA. Složitost problému tkví v množství neznámých, které mohou procesy mezi mikroorganismy a kyselinami ovlivnit. Je to zejména složení mikrobiálního společenstva, vlhkost, vegetace a vlastnosti konkrétní LMMOA (Hubová et al. 2017).

LMMOA se podílejí na mnoha procesech probíhajících v půdě. Uvolňují a zpřístupňují některé prvky (např. Mn, Cu, Zn, Fe, P), naopak potenciálně toxické prvky (např. Zn a Al) dokáží imobilizovat. Svůj význam mají i pro bakteriální chemoatrakci. LMMOA jsou schopny výrazně zvýšit rychlost a účinnost zvětrávání minerálů, díky čemuž jsou důležitými činiteli v procesu pedogeneze (Jones 1998, Jones et al. 2003). Organokovové komplexy, tvořené právě LMMOA, jsou při průchodu půdním horizontem náchylné k biodegradaci, přičemž dochází k vysrážení sekundárních minerálů a jejich následnému nabohacení v Bs horizontu. Organické kyseliny se tímto způsobem podílejí na podzolizaci (Lundström et al. 2000).

LMMOA mají zásadní význam pro chování kovů v půdě, protože fungují jako ligandy, které mohou významně zvýšit množství rozpuštěných kovů v půdním roztoku. Podílejí se i na zvětrávání minerálů, které v sobě obsahují kovy (Igamberdiev and Eprintsev 2016, Jones and Darrah 1994). Organické kyseliny se v účinnosti při uvolňování kovů liší. Pro vyplavování olova z půdy zřejmě záleží nejvíce na množství karboxylových skupin kyseliny, protože nejúčinnější se v pokusu ukázala kyselina citronová, následovaná kyselinou šťavelovou a octovou. Pořadí v účinnosti je v tomto případě následující: trikarboxylové > dikarboxylové > monokarboxylové kyseliny. Naopak při uvolňování arzenu z půdy počet karboxylových skupin LMMOA nehraje tak významnou roli. V tomto případě je zřejmě důležitější hodnota  $pK_a$ , a to čím nižší hodnota, tím vyšší účinnost kyseliny (kyselina šťavelová,  $pK_a$  1,25 > kyselina citronová,  $pK_a$  3,13 > kyselina octová,  $pK_a$  4,76) (Ash et al. 2016). Ve vápnatých půdách, kde rostliny tradičně trpí nedostatkem fosforu, můžou některé LMMOA významně zlepšit živinovou bilanci tohoto prvku. Jedná se především o šťavelan a citronan, které v prostředí s pH 7,5 a vlastní koncentraci 10 mM dokázaly zvýšit dostupnost P pro rostliny. U další sledované kyseliny malátu bylo podobné chování zaznamenáno až při dvojnásobné koncentraci. Při pH 3,5 ale byly kyseliny účinné stejným způsobem (Ström et al. 2005). Z toho lze vyvozovat, že účinek LMMOA v půdním prostředí záleží na pH. Na druhou stranu většina kationtů je v půdě zpřístupňována snáze za kyselého pH. Například Fe bylo ve studii Ström et al. (2005) neúčinněji extrahováno při pH menším než 3,5 za účasti citronanu. Novější práce potvrzují a prohlubují poznatky, se kterými přišli již Jones and Darrah (1994). Ti uvádějí, že v odlišných půdních typech je při mobilizaci dvoj- a trojmocných kationtů (zejména Fe, Mg, Ca) neúčinnější citronan. Podobnou účinnost připisují ještě jablečnanu, alespoň v případě Ca a Mg. Naopak Fe bylo jablečnanem zmobilizováno významně méně než citronanem. Autoři práce přišli se zajímavým generalizujícím tvrzením, že 1  $\mu$ mol citronanu přidaný do půdy uvolní 0,8  $\mu$ mol kationtů. Tvorba organokovových komplexů je částečně závislá na pH. V neutrálním pH tvoří citronan s kovovými ionty (např.  $Fe^{3+}$ ,  $Al^{3+}$ ,  $Zn^{2+}$  nebo  $Cd^{2+}$ ) stabilnější komplexy v porovnání s jablečnanem a šťavelanem, zatímco v kyselém pH jsou nejsilnější organokomplexy ty, tvořené šťavelanem (Igamberdiev and Eprintsev 2016).

Koncentrace nejběžnějších organických kyselin v roztoku (např. šťavelany, citronany, octany) se běžně pohybují v rozmezí  $<1$  až  $100\ \mu\text{M}$ , nicméně v rhizosféře mohou dosáhnout koncentrací v řádu mM (Fox and Comerford 1990, Jones 1998). Tento rozdíl hraje významnou roli, neboť jak zjistil Ash et al. (2016), rozdíly v účinnosti jednotlivých LMMOA se exponenciálně zvýrazňují s jejich rostoucí koncentrací. Chiang et al. (2006) objevil, že koncentrace LMMOA v rhizosféře se liší v závislosti na druhu stromu. Například u tchajvanského druhu bambusu (*Phyllostachys pubescens*) naměřil koncentraci kyseliny šťavelové  $63,2\ \text{mg kg}^{-1}$ , zatímco u kryptomerie japonské (*Cryptomeria japonica*) pouze  $44,5\ \text{mg kg}^{-1}$ . Při měření kyseliny malonové byla hodnota koncentrace u bambusu dvojnásobně vyšší než u kryptomerie ( $11,8\ \text{mg kg}^{-1}$ , respektive  $5,9\ \text{mg kg}^{-1}$ ). Nemusí se lišit pouze koncentrace, ale dokonce i zastoupení jednotlivých LMMOA v rhizosféře. Sandnes et al. (2005) ve svém pokusu s rostlinami pěstovanými v rhizoboxech zjistil, že rhizosféra semenáčků smrku ztepilého a břízy bělokoré obsahuje následující společné kyseliny: kyselinu octovou, šťavelovou a šikimovou. V rhizosféře smrku byla navíc detekována kyselina fumarová, v rhizosféře břízy pak kyselina mléčná, jablečná, máselná a ftalová.

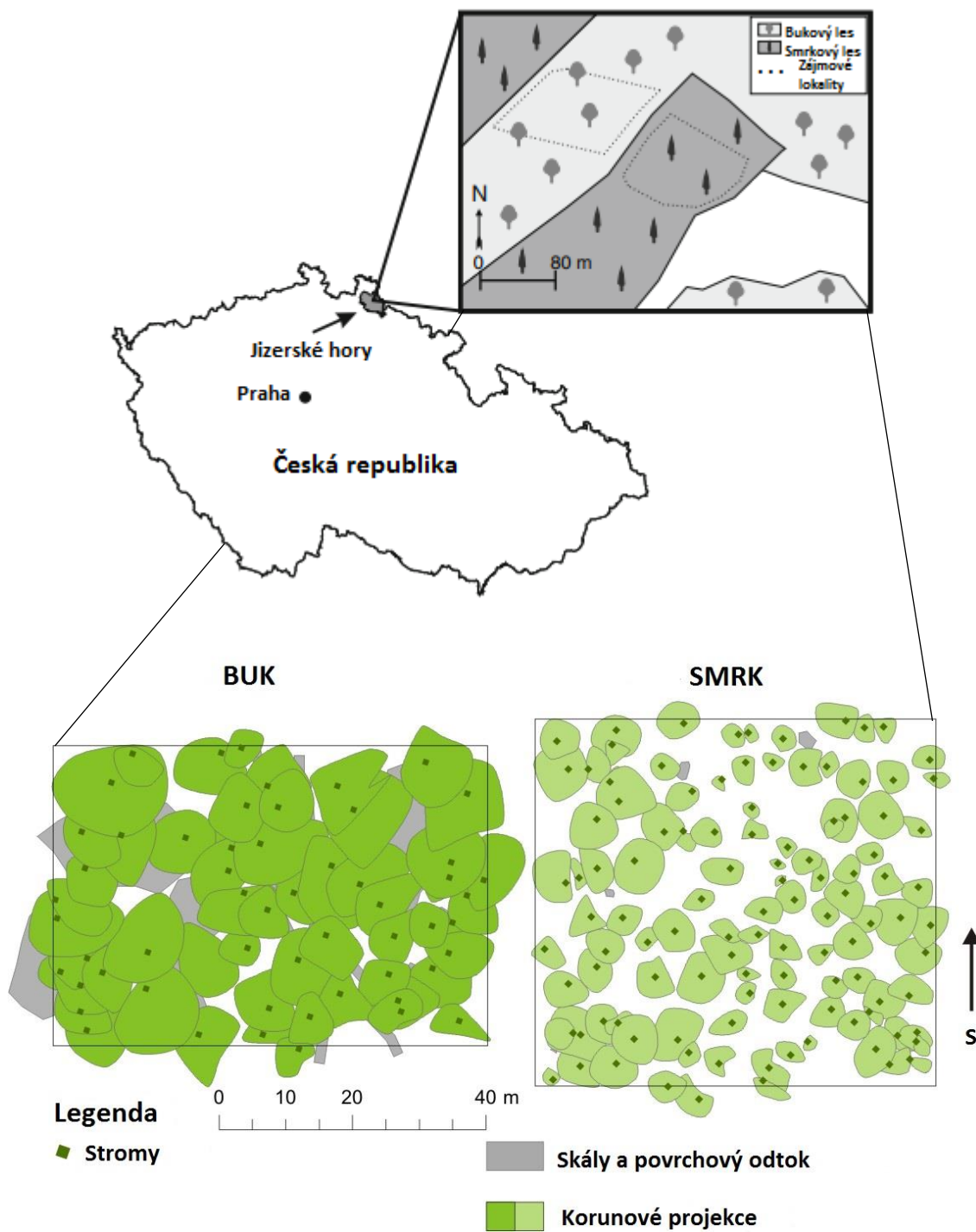
Mezi nejčastěji se vyskytující organické kyseliny v deštném lese mírného pásu patří v následujícím pořadí kyselina šťavelová > jantarová > malonová > mravenčí (Chiang et al. 2006). V kyselých boreálních lesech dominuje kyselina citronová, případně šťavelová (Clarholm et al. 2015). V severoamerických leších se jako nejčastější kyseliny vyskytly kyselina citronová a kyselina mléčná (Dijkstra et al. 2001). Stejná práce ukazuje, že vedle výše zmíněných kyselin lze v půdě pod jedlovcem kanadským (*Tsuga canadensis*) a částečně bukem velkolistým (*Fagus grandifolia*) naměřit kyselinu malonovou, zatímco v půdních roztocích u dalších zkoumaných dřevin (např. dub červený, javor cukrový) tato LMMOA chybí. Další sledovaná sloučenina, kyselina propionová, nebyla prokázána v půdě u žádného druhu stromu.

### 3. PRAKTICKÁ ČÁST

#### 3.1. METODIKA PRÁCE

##### 3.1.1. POPIS LOKALITY

Zájmová lokalita se nachází na severu České republiky v pohoří Jizerské hory, na jihojihozápadním úbočí vrcholu Paličnick – 944 m.n.m. (viz obrázek 3). Nadmořská výška míst, na nichž byly odebírány půdní vzorky se pohybuje mezi 635 a 680 m.n.m. (Tejnecký et al. 2013). Geologické podloží je zde tvořeno výrazně porfyrickou středně zrnitou žulou až granodioritem krkonošsko-jizerského žulového masivu (Cháb et al. 2007). Z meteorologického měření na Středním Jizerském hřebenu vyplývá průměrná roční teplota na tomto území 5,0 °C a průměrné roční srážky 1135 mm (Balcar et al. 2012a, Balcar et al. 2012b). Zkoumané zájmové lokality jsou od sebe vzdálené zhruba 150 metrů, proto lze pro obě uvažovat stejné klimatické podmínky. Na jedné lokalitě je stromové patro tvořeno monokulturním porostem smrku ztepilého s chudým bylinným patrem, v němž dominuje třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) a vtroušeně je zastoupena bika lesní (*Luzula sylvatica*). Druhá lokalita má stromové patro tvořeno výlučně bukem lesním. Bylinné patro je zde druhově bohatší v porovnání se smrkem, ale přesto je hlavní dominantou i zde třtina chloupkatá spolu s metličkou křivolakou (*Avenella flexuosa*). Z hlediska lesnické typologie lze pak obě lokality zařadit do souboru 6N, tedy kamenité kyselé smrkové bučiny. Ve smrkovém porostu byla v roce 2008 určena průměrná výška stromového patra 28,6 m a průměrná korunová projekce 14,7 m<sup>2</sup>, zatímco u buku se jednalo o hodnoty 32,4 m, respektive 32,4 m<sup>2</sup> (Tejnecký et al. 2013). Věk porostu se pohybuje u bukového stanoviště odhadem okolo 170 let, u smrkového okolo 90 let (Bradová et al. 2015). Dle Němečka et al. (2011) byly půdy zařazeny k půdním typům kryptopodzol modální (smrk) a kambizem dystrická (buk).



**Obr. 3:** Mapa umístění zájmového území v oblasti Jizerských hor (nahore) a detailní pohled na korunovou projekci obou zájmových lokalit (dole, převzato a upraveno z Tejnecký et al. 2013).

### 3.1.2. ODBĚR VZORKŮ

Vzorky byly odebírány v průběhu 2. a 3. září 2015. Na smrkové ploše byl odběr opakován sedmkrát, na bukové ploše osmkrát. Místa odběru byla na obou plochách vybírána tak, aby co nejlépe charakterizovala danou lokalitu. Byla vybírána místa dostatečně vzdálená od kmenů stromů, místa mimo výskyt tlejícího dřeva a mimo výrazně kamenité plochy či dřívější patrné vývraty. Na každé ploše byla vykopána sonda o rozměrech 20x20 cm a bylo odebráno pět horizontů: L – horizont opadanky, F – fermentační, H – humifikační, A – humusový, B – metamorfický (viz tabulka 1). Pouze při čtvrtém opakování sondy na bukovém stanovišti nemohly být odebrány horizonty A a B, kvůli výskytu kamene v podloží. Průměrné hloubky půdních horizontů byly u buku následující: L 0–2,9 cm, F 2,9–4,4 cm, H 4,4–9,9 cm, A 9,9–11,7 cm, B 11,7–36,1 cm a u smrku: L 0–1,2 cm, F 1,2–3,7 cm, H 3,7–6,3 cm, A 6,3–8,1 cm, B 8,1–36,3 cm (viz tabulka 1).

**Tabulka 1:**

Popis vzorkovaných půdních profilů na lokalitě Paličník

Porost	Půdní typ	Horizont	Průměrná mocnost (cm)
Buk	kambizem dystrická	L	0–2,9
		Fm (mykogenní horizont drti)	2,9–4,4
		Hh (humusový horizont měli)	4,4–9,9
		Ah (humusový lesní)	9,9–11,7
		Bv (kambický)	11,7–36,1
Smrk	kryptopodzol modální	L	0–1,2
		F (mykogenní horizont drti)	1,2–3,7
		H (humusový horizont měli)	3,7–6,3
		Ae (humusový eluvický)	6,3–8,1
		Bvs (seskvioxidický spodický)	8,1–36,1

Celkem bylo odebráno 73 půdních vzorků (8 opakování v bukovém porostu, 7 ve smrkovém). Veškerá manipulace se vzorky byla na stanovišti prováděna sterilně, s maximální opatrností, aby nedošlo ke kontaminaci. Část odebraných vzorků byla uložena do polyethylenových sáčků, přičemž tyto vzorky byly posléze vysušeny, síťovány na sítu o velikosti ok 2 mm, v případě horizontu L byly vzorky rozmixovány na požadovanou jemnost. Takto byly upraveny vzorky, v nichž byly analyzovány základní

půdní chemické vlastnosti. Zbytek odebraných čerstvých vzorků byl ještě na lokalitě homogenizován. Část určená pro mikrobiální analýzu byla přenesena do sterilních eppendorfek a v přenosném mrazáku převezena do laboratoře, kde byla zmražena při teplotě  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Druhá část určená ke stanovení LMMOA, vlhkosti a prvků ve vodném extraktu byla odebrána do polyethylenových sáčků, zachlazená a po příjezdu z lokality zmražena při  $-21\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

### 3.1.3. ANALÝZA VZORKŮ

#### 3.1.3.1. STANOVENÍ VHLKOSTI, $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ A $\text{pH}_{\text{BaCl}_2}$

Stanovení vlhkosti,  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  i  $\text{pH}_{\text{BaCl}_2}$  vycházelo z metodiky popsané v Cools and De Vos (2016). Aktivní půdní reakce byla stanovena pomocí pH metru (inoLab pH Level 1 WTW, Německo) ve vzorcích, které byly předtím podrobeny následující přípravě. Do polyethylenových 50 ml centrifugačních lahvíček byl navážen vzorek o hmotnosti 1 g (pro horizont L) a 4 g (pro horizonty F, H, A, B) s přesností na 5 tisíc gramu. K navážce bylo přilito 40 ml deionizované vody a takto připravené vzorky byly vloženy do třepačky a třepány po dobu jedné hodiny při střední intenzitě. Po vyjmutí ze třepačky byly vzorky odstředovány v centrifuze 10 minut při rychlosti 4000 otáček za minutu. Získaná suspenze byla filtrována přes nylonový membránový filtr o rozměrech póru menších než  $0,45\text{ }\mu\text{m}$ . Získaný roztok byl odebrán pro následné analýzy IC a ICP-OES a ve zbytku bylo změřené  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ .

Vlhkost byla stanovena vážkově. Vzorek byl navážen na sklíčko a následně vysušen nejprve po dobu 24 hodin při teplotě  $40\text{ }^{\circ}\text{C}$  a následně dalších 24 hodin při teplotě  $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Pro stanovení  $\text{pH}_{\text{BaCl}_2}$  činila navážka 2,5 g pro všechny horizonty s přesností na 5 tisíc gramu. Navážený vzorek byl v polyethylenových 50 ml centrifugačních lahvíčkách zalit 30 ml 0,1 M chloridu barnatého. Takto připravená suspenze byla třepána po dobu dvou hodin při střední intenzitě a dále odstředována v centrifuze po dobu 10 minut při rychlosti 3000 otáček za minutu. Aby se oddělila pevná fáze od roztoku, byly všechny vzorky přefiltrovány přes papírový filtr na stojanových filtrech do nové lahvičky. V takto získaném roztoku bylo pH metrem změřeno  $\text{pH}_{\text{BaCl}_2}$  poté, co byla část roztoku 10x naředěna a filtrována přes nylonový membránový filtr o rozměrech pórů menších než  $0,45\text{ }\mu\text{m}$  pro prvkovou analýzu pomocí ICP-OES. Výměnná půdní reakce byla opět stanovena pomocí pH metru (inoLab pH Level 1 WTW, Německo).

### 3.1.3.2. STANOVENÍ ROZPUŠTĚNÉHO ORGANICKÉHO UHLÍKU (DOC)

Hodnoty rozpuštěného organického uhlíku (DOC) byly po oxidaci chromsírovou směsí stanoveny pro každý vzorek spektroskopickou analýzou podle metodiky Tejnecký et al. (2014). Při přípravě vzorku pro stanovení DOC byly nejdříve zhotoveny vodné roztoky vzorku. Z nich byly do silnostěnných zkumavek pipetovány 2 ml (pro F, H, A a B horizont), případně 0,5 ml (pro L horizont) vzorku. K vzorkům představujícím L horizont bylo přidáno ještě 1,5 ml deionizované vody a k takto získaným vzorkům byly následně přidány 3 ml předem připravené chromsírové směsi. Souběžně s těmito vzorky byly stejným způsobem zhotoveny i standardy z bezvodé glukózy, které byly namíchány v podobě vodných roztoků o koncentracích 0-50 mg C L<sup>-1</sup>. Takto připravené vzorky byly spolu se standardy nejprve důkladně protřepány a na dobu 45 minut umístěny do sušárny při stálé teplotě 135 °C. Po vyjmutí byly vzorky znovu důkladně protřepány a ponechány k vychladnutí. Na UV/VIS spektrometru byla nejdříve změřena absorbance při 340 nm (UV/VIS spektrofotometr Hewlett Packard 8453, USA) na vzorcích standardů, z čehož byla zkonstruována kalibrační křivka, načež byly stejným způsobem změřeny všechny ostatní vzorky. V případě horizontu L byly vzorky přepočítány kvůli předchozímu ředění.

### 3.1.3.3. STANOVENÍ LMMA, ANORGANICKÝCH ANIONTŮ A NH<sub>4</sub><sup>+</sup>

Obsahy LMMA a hlavních anorganických aniontů byly stanoveny dle metodiky popsané v článku Tejnecký et al. (2017, under review). Zájmové látky byly měřeny ve vodných roztocích za pomoci iontově-výměnného chromatografu se supresorem potlačujícím vodivost pozadí (ICS 1600, Dionex, USA, s vybavením IonPac AS11-HC, Dionex, USA, a supresory ASRS 300 – 4 mm a Carbonate Removal Device, oboje Dionex, USA). Mobilní fáze byla tvořena 1-37,5 mM KOH, s časovým gradientem 1-50 min, přičemž rychlost toku mobilní fáze byla nastavena na 1 ml min<sup>-1</sup>. Chromatograf byl řízen softwarem Chromeleon 6.80 (Dionex, USA). Standardy byly připraveny v rozmezí koncentrací 0,1-40 a 50 mg L<sup>-1</sup> z aniontových koncentrátů (1 g L<sup>-1</sup>; Analytika, CZ a Inorganic Ventures, USA) a deionizované vody (konduktivita < 0,055 μS cm<sup>-1</sup>). Pro každou látku byly vypočítány limity detekce, které jsou uvedeny v tabulce 2. Pokud byly některé hodnoty pod limitem detekce, nebyly tyto hodnoty v dalších krocích použity, ale byly nahrazeny polovinou příslušného detekčního limitu.

Ke stanovení amonných kationtů byla opět použita metodika popsaná v Tejnecký et al. (2017, under review). Měření byla provedena na iontově-výměnném chromatografu se supresorem potlačujícím vodivost pozadí (ICS 90, Dionex, USA, s vybavením IonPac CS16, Dionex, USA, a k supresi supresor CMMS 300 – 4 mm, Dionex, USA, a 0,103 M tetrabutylammonium hydroxid). Mobilní fázi tvořila 35,0 mM kyselina methansulfonová a rychlost toku byla nastavena na 1 ml min<sup>-1</sup>.



**Tabulka 2:**

Detekční limity pro vybrané LMMOA

LMMOA	Detekční limit (mg L <sup>-1</sup> )
chinany	0,0054
mléčnany	0,0024
octany	0,0021
propionany	0,0029
mravenčany	0,0014
isomáselnany	0,0047
máselnany	0,0038
pyrohroznany	0,0037
isovalerany	0,0062
valerany	0,0061
adipany	0,0064
jablečnany	0,0050
vinanny	0,7983
maleinany	0,0070
šťavelany	0,0034
fumarany	0,0057
citronany	0,0110
isocitronany	0,0111
cis-akonitany	0,0114
trans-akonitany	0,0110

#### 3.1.3.4. STANOVENÍ PRVKŮ

Koncentrace kationtů byly stanoveny metodou optické emisní spektrometrie s indukčně vázaným plazmatem (iCAP 7000, DUO iCAP 7000, Thermo Scientific, Waltham, MA, USA) při standardních analytických podmínkách.

#### 3.1.3.5. STANOVENÍ VÝMĚNNÝCH KATIONTŮ, H<sup>+</sup>, CEC A BS

Stanovení obsahu výměnných kationtů, H<sup>+</sup>, CEC a BS vycházelo z metodiky popsané v Cools and De Vos (2016).

Pro stanovení koncentrace výměnných kationtů byl použit roztok získaný pro měření výměnné půdní reakce. Tento roztok byl 10x zředěn a zfiltrován přes stříkačkový membránový filtr, jehož póry byly menší než 0,45 μm. Analytická koncovka byla provedena na optickém emisním spektrometru s indukčně vázaným plazmatem iCap 7000 (Thermo). Získané koncentrace (mg L<sup>-1</sup>) byly přepočítány na iontové ekvivalenty (cmol<sup>+</sup>kg<sup>-1</sup>) pomocí následující rovnice,

$$\text{rovn. 1:} \quad IE \text{ (cmol + kg}^{-1}\text{)} = \frac{c * V}{m * EQ * 10}$$

kde IE (cmol+kg<sup>-1</sup>) je iontový ekvivalent, c – naměřená koncentrace prvku v mg L<sup>-1</sup>, V – objem přidávaného roztoku BaCl<sub>2</sub> v ml, m – navážka vzorku půdy v g, EQ – ekvivalent prvku v g mol<sup>-1</sup>.

Koncentrace výměnného vodíku byla stanovena přepočtem ze změřeného pH<sub>BaCl<sub>2</sub></sub> pomocí rovnice 2,

$$\text{rovn. 2:} \quad H^+ \text{ (cmol + kg}^{-1}\text{)} = 10^{-1} * \frac{(10^{-pH_p} - 10^{-pH_0}) * V * 1000}{m * 0,88} - \frac{c(Al) * V}{m * M(Al) * (1 + \frac{10^{-pH_p}}{10^{-5,85}})}$$

kde H<sup>+</sup> je volný H (cmol+kg<sup>-1</sup>), pH<sub>p</sub> – hodnota pH BaCl<sub>2</sub> roztoku po extrakci půdy, pH<sub>0</sub> – hodnota připraveného 0,1M roztoku BaCl<sub>2</sub>, V – objem přidávaného roztoku v ml, m – navážka vzorku půdy v g, c(Al) – koncentrace Al v roztoku BaCl<sub>2</sub> v mg L<sup>-1</sup>, M(Al) – molární hmotnost Al v g mol<sup>-1</sup>. Pro hodnotu pH<sub>0</sub> bylo počítáno s hodnotou 5,23.

Hodnoty výměnné acidity (EA) a celkového množství bazických kationtů (BC) byly vypočteny jako suma kationtů Al<sup>3+</sup>, Fe<sup>3+</sup>, Mn<sup>2+</sup> a H<sup>+</sup> (pro EA), respektive jako suma bazických kationtů Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup> a Na<sup>+</sup> (pro BS). Celková kationtová výměnná kapacita (CEC) byla vypočítána součtem hodnot EA a BC. Procentuální nasycenost sorpčního komplexu bazickými kationty, neboli saturace bází (BS) byla vypočtena následující rovnicí:

$$\text{rovn. 3:} \quad BS \text{ (\%)} = \frac{BC}{KVK} * 100$$

### 3.1.3.6. STANOVENÍ PLOŠNÝCH ZÁSOb

Ke stanovení plošných zásob jednotlivých prvků bylo potřeba vypočítat koeficient plošné zásoby (g cm<sup>-2</sup>), který byl získán vynásobením objemové hmotnosti horizontu a jeho mocnosti. Pro horizonty L, F, H a A byly brány v úvahu hmotnosti suchých vzorků odebraných pomocí kovového rámečku o ploše 25x25 cm, zatímco pro horizont B bylo počítání se vzorky odebranými Kopeckého válečky. Mocnosti jednotlivých horizontů byly spočítány jako aritmetické průměry v terénu naměřených mocností na hranách vzorkovacího rámečku, jen u horizontu B byla mocnost dopočtena s ohledem na dohodnutou

fixní hloubku horizontu 30 cm (Borůvka et al. 2009). Koeficient byl posléze převeden na odpovídající jednotky ( $\text{kg cm}^{-2}$ ) a byla jím vynásobena data v jednotkách  $\text{mg kg}^{-2}$ .

### 3.1.3.7. IZOLACE DNA A ELEKTROFORÉZA

U izolace chromozomální DNA z půdních vzorků bylo postupováno podle metodiky popsané v článku Ságová-Marečková et al. (2008). Do 2 ml šroubovacích vialek bylo přidáno 250 mg skleněných kuliček o průměru 0,1 mm a 250 mg skleněných kuliček o průměru 0,5 mm (pro horizonty A a B se kuličky nepoužily). Dále bylo přidáno 0,5 g půdy (pro horizonty F, H, A a B), v případě horizontu L 0,1 g. Do vialky bylo napipetováno 600  $\mu\text{l}$  Müllerova extrakčního pufru (50 mM  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  + 50 mM NaCl + 500 mM Tris-HCl + 5% SDS – sodiumdodecylsulfát). Potom bylo přidáno 300  $\mu\text{l}$  směsi tvořené fenolem, chloroformem a isoamylalkoholem v poměru 25:24:1. Vialky byly důkladně zašroubovány a vloženy do mlýnku (3110 BX Mini-NeadBeater-1, BioSpec), kde byla směs homogenizována po dobu 90 vteřin a 2500 otáčkách za minutu. Následně byly vialky vloženy do centrifugy a odstředovány po dobu 2 minut při rychlosti 12000 otáček za minutu. Supernatant, který vzniknul ve vialce během centrifugace, byl odebrán do mikrozkušavky (typu Eppendorf). K půdnímu vzorku ve vialce bylo přidáno 300  $\mu\text{l}$  Müllerova extrakčního pufru vzorek byl opět zhomogenizován v mlýnku po dobu 30 vteřin, při rychlosti 2500 otáček za minutu a byl opakována i centrifugace. Vzniklý supernatant byl odebrán a přidán k předchozímu. Do eppendorfech bylo přidáno stejné množství roztoku fenol:chloroform (namíchan v poměru 1:3) jako bylo množství supernatantu. Roztok byl důkladně protřepán a vložen do centrifugy na dobu 5 minut při 6000 otáčkách za minutu. Supernatant byl opět odebrán do nové mikrozkušavky a bylo k němu přidán stejný objem chloroformu. Směs byla opět protřepána a odstředována po dobu 5 minut při rychlosti 6000 otáček za minutu. Supernatant byl zahříván do teploty 65 °C. Do zkumavek bylo přidáno takové množství NaCl, aby výsledná koncentrace byla 1,5 M, a taková koncentrace CTAB (cetrimoniumbromid), aby koncentrace byla 1 %. Směs supernatantu-NaCl-CTAB byla 30 minut zahřívána na 65 °C, poté zchlazena na 20 °C. Byl přidán stejný objem chloroformu, jako byl objem vzorku. Vzorek byl protřepán a odstředován 15 minut při rychlosti 4500 otáček za minutu. Po odebrání supernatantu k němu bylo přidáno 10 % objemu vzorku 3M octanu sodného a 60 % objemu Isopropanolu. Roztok byl důkladně promíchán a nechán 20 minut v pokojové teplotě, následně byl vložen do centrifugy, která byla vychlazena na 4 °C, a odstředován 20 minut při rychlosti 10000 otáček za minutu. Po tomto kroku byl supernatant vylit a zbylá peletka vymyta 50  $\mu\text{l}$  70 % vychlazeného ethanolu.

Peletka s DNA byla opět odstředěna v centrifuze vychlazené na 4 °C po dobu 5 minut při rychlosti 10000 otáček za minutu. Supernatant byl vylita peletka důkladně vysušena ve vakuové odparce. Po vysušení

byla peletka rozplavována v 30 µl destilované vody po dobu 1 hodiny při 65 °C. K roztoku byl přidán stejný objem 1M CaCl<sub>2</sub> a 1M Hepes. Vše bylo protřepáno a necháno 30 minut v pokojové teplotě. Nakonec byla DNA přečištěna pomocí GeneRead Turbo kit (MP Biomedicals, Solon, USA). Přečištěná DNA byla uložena do mrazáku při -80 °C.

Ke zjištění úspěšnosti izolace DNA byla užita metoda elektroforézy. K vytvoření agarozového gelu bylo smícháno 0,5 g agarozy s 50 ml TAE pufru (Tris-acetát-EDTA). Směs byla rozpuštěna v mikrovlnné troubě a následně zchlazena pod tekoucí vodou. Po přidání 5 µl SYBR Safe DNA Gel Stain byl roztok nalit do formy a ponechán v pokojové teplotě ke zchladnutí. Gel byl po ztuhnutí nalit do elektroforézové aparatury s TAE pufrem a do každé jeho jamky byl napipetován 1 µl vzorku DNA spolu s 2 µl pufru Yellow load, přičemž jedna jamka byla ponechána pro nanesení markeru (5 µl GeneRuler™ 1 kb Plus DNA Ladder). Elektroforéza byla spuštěna po dobu 20 minut při konstantním proudu 100 V a napětí 95 mA. Gel byl následně prosvícen na UV transluminátoru a vyhodnocen.

#### **3.1.3.8. KVANTITATIVNÍ PCR A ILLUMINA SEKVENACE**

Tato část analýzy byla provedena odborníky z Výzkumného ústavu rostlinné výroby, v.v.i., konkrétně Mgr. Ing. Andreou Burešovou podle metodiky uvedené v diplomových pracích Burešové (2015) a Průchové (2014). Nejdříve byly připraveny standardy z kmene *Streptomyces europaeiscabiei* DMS 41802, z nichž byl posléze izolován plazmid. Izolace plazmidu probíhala podle protokolu komerční sady Wizard® Plus SV Minipreps DNA Purification System. Na konci izolace byla její úspěšnost zkontrolována na gelové elektroforéze. Získané plazmidy byly následně štěpeny restriční endonukleázou Sall. Směs po štěpení byla přečištěna fenolem a chloroformem a byla na ní provedena kvantitativní PCR (qPCR). Výsledkem qPCR byla hodnota „quantity“, která podává informaci o množství DNA udávané v ng. Tato hodnota byla použita pro výpočet kopií v reakční směsi, při němž byl vynásobený hodnota kvantity počtem kopií na 1 ng standardu. Následně byl vypočítán počet kopií na gram půdy, pro který je potřeba znát počet kopií v reakční směsi, ředění templátu pro kvantitativní PCR, objem, v němž byla rozpuštěna izolovaná DNA, množství půdy, ze kterého byla DNA izolována a objem DNA, který byl přidán do reakce. Konečný výsledek ukazuje počet kopií genu bakterií v gramu půdy. Měření vzorku bylo opakováno třikrát, přičemž do dalších výpočtů byl použit průměr těchto hodnot. Pro stanovení složení společenstva byla použita sekvenace části genu pro 16S rRNA. Pro tuto sekvenaci vzorky prošly předpřípravou. Nejdříve musely být vytvořeny vzorky o shodných koncentracích 30 ng µl<sup>-1</sup>. Ty byly přeneseny do speciálních zkumavek GenTegra™-DNA od společnosti GenTegra™ (Pleasanton, USA), v nichž byly spojeny s transportním médiem a následně vysušeny při teplotě 40 °C po dobu 180 minut. Posléze byly vzorky odeslány do University of Illinois (Chicago, USA), kde byly analyzovány na

sekvenátoru MiSeq (Illumina, San Diego, USA). Výsledná data byla zpracována dle metodiky uvedené v Průchové (2014), upravena v programu MS Excel a vynesena do grafu.

### **3.1.3.9. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT**

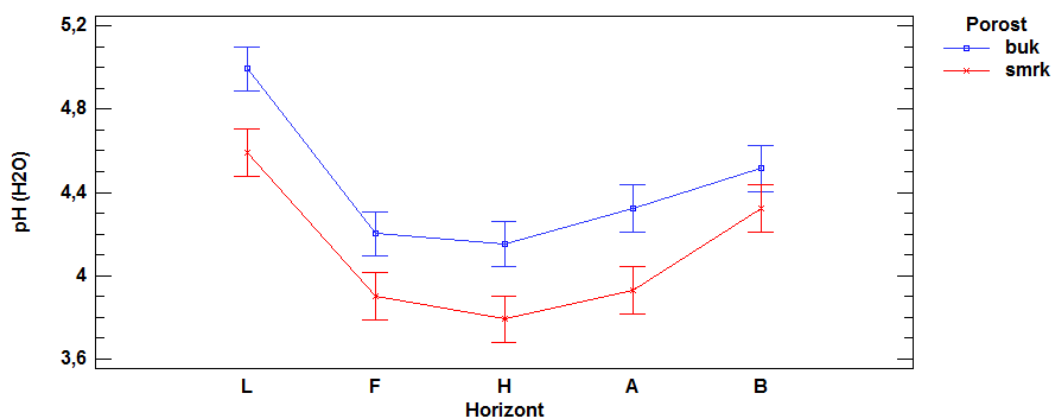
Všechna získána data (kromě mikrobiálních dat) byla přepočítána s využitím údajů o půdní vlhkosti na obsah v suché půdní mase ( $\text{mg kg}^{-1}$ ), posléze za využití údajů o molární hmotnosti i na molární koncentrace ( $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ). Naměřená a přepočítaná data byla zpracována v programu STATGRAPHICS Centurion XVI, ve verzi 16.1.11. a v programu MS Excel 2016. Pro zjištění a vyhodnocení vlivu jednotlivých proměnných byla použita analýza rozptylu (ANOVA). Statisticky významné odchylky byly určeny na hladině významnosti 95,0 % ( $p < 0,05$ ). Pro určení významnosti vztahů byl vypočten Pearsonův korelační koeficient. V grafech byl uveden LSD interval neboli průměr odhadovaného efektu na základě metody nejmenších čtverců. Pro všechna měřená data byly stanoveny meze detekce. V případě, že hodnota měřené veličiny ve vzorku byla pod mezí detekce, počítalo se nadále s polovinou detekčního limitu.

## **3.2. VÝSLEDKY**

### **3.2.1. $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$**

Metodou vícefaktorové analýzy rozptylu (ANOVA) bylo zjištěno, že hodnoty  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  mají na smrkovém i bukovém stanovišti shodný klesající trend od horizontu L až k horizontu H, zatímco od horizontu H až do horizontu B hodnoty stoupají. Významně vyšší je  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  u všech horizontů na stanovištích buku, pouze s výjimkou horizontu B, kde nebyl statisticky významný rozdíl mezi bukem a smrkem dokázán. Bylo prokázáno ( $p$ -hodnota = 0,0001), že na chování  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  má významný vliv jak horizont, tak i typ porostu.

Nejvyšší průměrné hodnoty byly naměřeny v L horizontu buku ( $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 4,99$ ), nejnižší hodnoty v H horizontu smrku ( $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 3,79$ ) (viz tabulka 3 a obrázek 4).



**Obr. 4:** Graf ukazující průběh  $pH_{H_2O}$  v půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování). Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a 95 % LSD intervaly.

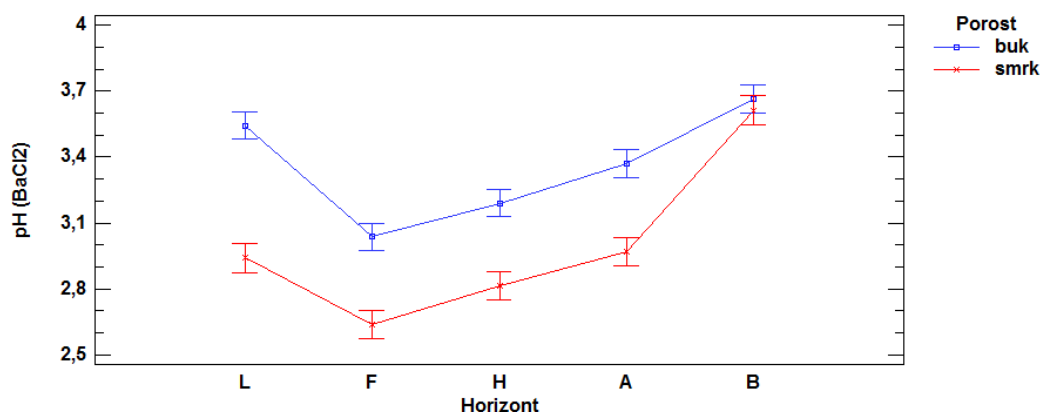
**Tabulka 3:**

Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM)  $pH_{H_2O}$  jednotlivých horizontů na stanovišti buku a smrku (8, respektive 7 opakování)

Horizont	L		F		H		A		B	
	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM
<b>Buk</b>	4,99	0,08	4,20	0,08	4,15	0,08	4,32	0,08	4,51	0,08
<b>Smrk</b>	4,59	0,08	3,90	0,08	3,79	0,08	3,93	0,08	4,32	0,08

### 3.2.2. $pH_{BaCl_2}$

Hodnoty výměnné půdní reakce ukazují pro smrkové i bukové stanoviště stejný trend. Od horizontu L k horizontu F je patrný klesající trend, naopak od horizontu L až do horizontu B trend stoupající. Mezi horizonty L, F, H a A smrku a buku je zřejmý rozdíl v hodnotách, zatímco v horizontu B se rozdíl stírá. Všude jinde kromě horizontu B platí, že  $pH_{BaCl_2}$  nabývá vyšších hodnot na stanovišti buku (viz obrázek 5 a tabulka 4). Bylo otestováno, že na průběh hodnot  $pH_{BaCl_2}$  má vliv horizont i typ porostu (pro oboje p-hodnota = 0,0001).



**Obr. 5:** Graf ukazující průběh  $pH_{BaCl_2}$  v půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování). Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a 95 % LSD intervaly.

**Tabulka 4:**

Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM)  $pH_{BaCl_2}$  jednotlivých horizontů na stanovišti buku a smrku (8, respektive 7 opakování).

Horizont	L		F		H		A		B	
	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM
<b>Buk</b>	3,54	0,04	3,04	0,04	3,19	0,04	3,37	0,05	3,66	0,05
<b>Smrk</b>	2,94	0,05	2,64	0,05	2,81	0,05	2,97	0,05	3,61	0,05

### 3.2.3. VLHKOST

V případě testování vlhkosti byl prokázán klesající trend s rostoucí hloubkou půdního profilu na obou stanovištích. Pro horizonty L, F a H navíc platí, že je zde významný rozdíl mezi stanovišti, přičemž větší vlhkost byla naměřena pro buk (L horizont buk = 57,7 %, L horizont smrk = 42,5 %). V horizontech A a B naopak žádný významný rozdíl patrný nebyl (B horizont buk = 20,8 %, B horizont smrk = 22,0 %).

Průměrná vlhkost napříč horizonty byla pro buk 40,0 %, zatímco pro smrk 32,8 %. Co se týče rozdílu v samotném půdním profilu, tak jak pro buk, tak pro smrk platí, že mezi vlhkostí v horizontech L a F není signifikantní odlišnost a totéž platí i pro horizonty A a B. Na půdní vlhkost má vliv jak faktor profilu (p-hodnota = 0,0001), tak faktor porostu (p-hodnota = 0,0001).

### 3.2.4. ROZPUŠTĚNÝ ORGANICKÝ UHLÍK (DOC) A OBSAHY PRVKŮ

V případě rozpuštěného organického uhlíku je nejvyšších hodnot dosaženo na obou stanovištích v horizontu F (buk = 678 mg kg<sup>-1</sup>, smrk = 474 mg kg<sup>-1</sup>), zatímco nejnižší hodnoty vykazuje horizont B (buk = 57,8 mg kg<sup>-1</sup>, smrk = 27,3 mg kg<sup>-1</sup>). Signifikantní rozdíl mezi stanovišti byl prokázán pouze v horizontu F. Mezi horizonty L a A nebyla prokazatelná významná odlišnost, ale významně se liší od zbylých horizontů F, H a B. Stejně tak existuje rozdíl i mezi těmito horizonty samotnými. ANOVA test prokázal, že hlavním faktorem ovlivňujícím hodnoty DOC je horizont (p-hodnota = 0,0001), ne však porost (p-hodnota = 0,4570).

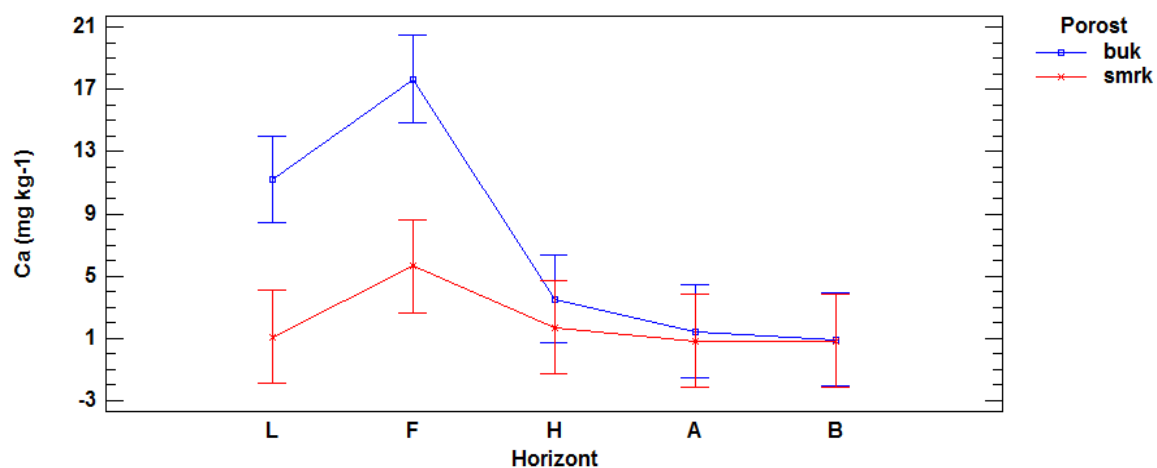
V tabulce 5 jsou uvedeny průměrné koncentrace vybraných prvků měřené ve vodném výluhu. Je patrné, že na bukovém stanovišti dosahují koncentrace většiny daných prvků vyšších hodnot (např. K v F horizontu buku = 110 mg kg<sup>-1</sup>, K v F horizontu smrku = 54,1 mg kg<sup>-1</sup>). Horizonty, v nichž je viditelná statisticky významná odchylka mezi porosty, jsou obvykle L a F. V dalších horizontech jsou rozdíly stírány (viz obrázek 6). Pouze hodnoty Fe na smrkovém stanovišti převyšují v horizontech H a A ty na bukovém (např. Fe v A horizontu buku = 1,35 mg kg<sup>-1</sup>, Fe v A horizontu smrku = 10,2 mg kg<sup>-1</sup>, viz obrázek 7). Na chování většiny uvedených prvků má významný vliv typ porostu i horizont. To ovšem neplatí pro Na, jehož chování sice ovlivňuje horizont, ale ne typ porostu (p-hodnota = 0,5236). Stejný princip je pozorován i pro Al (p-hodnota = 0,4138).

**Tabulka 5:**

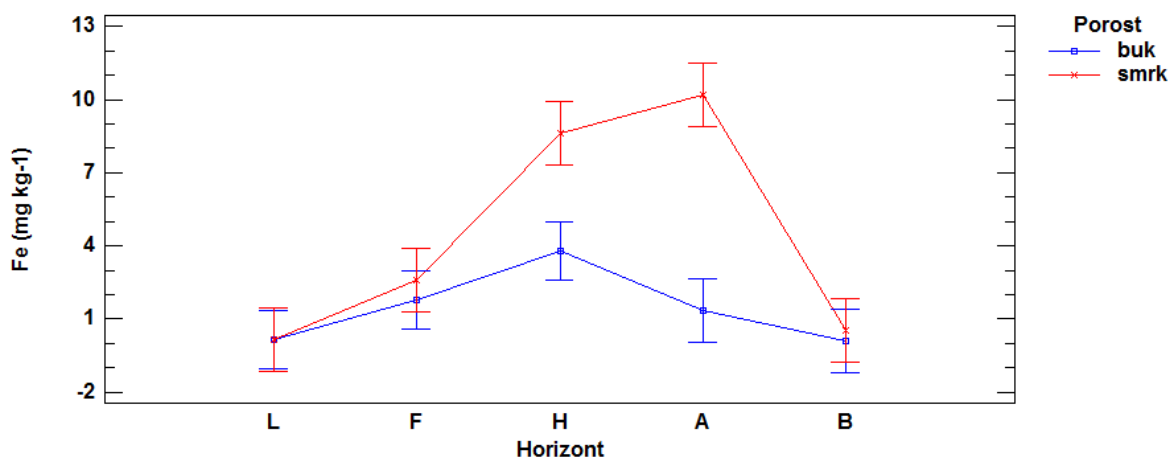
Průměrné koncentrace vybraných prvků ve vodném výluhu v jednotlivých horizontech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování)

		K	Ca	Mg mg kg <sup>-1</sup>	Na	Al	Mn	Fe
Buk	L	46,4	11,2	1,56	2,63	0,55	1,40	0,15
	F	110	17,7	2,70	16,6	8,61	2,15	1,77
	H	48,2	3,50	1,86	9,19	14,8	0,21	3,79
	A	17,0	1,44	1,07	4,05	5,84	0,09	1,35
	B	6,86	0,90	0,80	3,79	0,82	0,11	0,11
Smrk	L	19,3	1,08	0,28	3,27	2,30	0,13	0,14
	F	54,1	5,61	1,63	11,8	5,53	0,43	2,60
	H	40,4	1,66	1,30	12,1	12,1	0,13	8,62
	A	15,2	0,79	0,93	8,20	8,60	0,07	10,2
	B	2,74	0,81	1,04	5,03	4,95	0,16	0,54





**Obr. 6:** Graf ukazující průběh koncentrace Ca v půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování). Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a 95 % LSD intervaly.

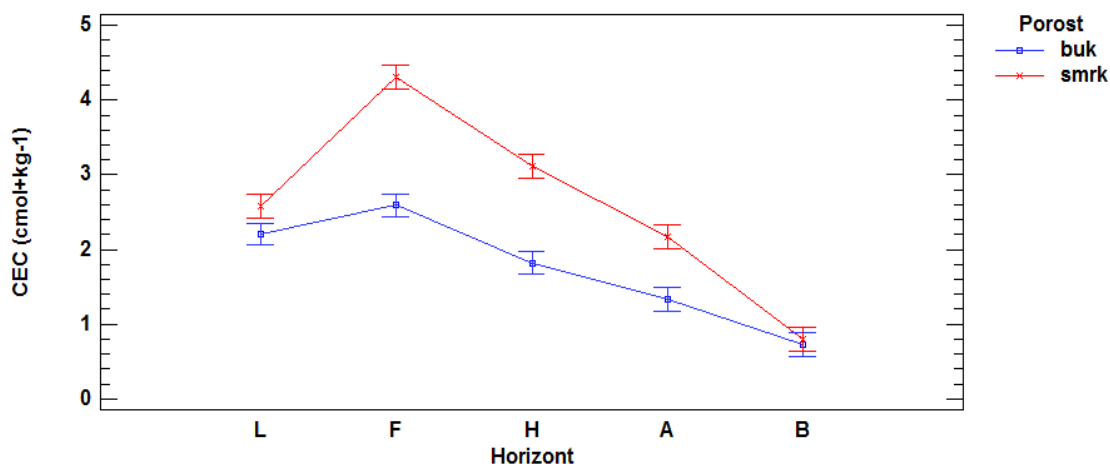


**Obr. 7:** Graf ukazující průběh koncentrace Fe v půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování). Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a 95 % LSD intervaly.

### 3.2.5. KATIONTOVÁ VÝMĚNNÁ KAPACITA, BC, EA, BS

Pro hodnoty CEC bylo vícefaktorovou analýzou ANOVA prokázáno, že jsou závislé na typu porostu ( $p$ -hodnota = 0,00001), i na horizontu ( $p$ -hodnota = 0,00001). Na obou stanovištích je patrný nárůst CEC z horizontu L k horizontu F (F horizont buk =  $2,59 \text{ cmol}^+ \text{kg}^{-1}$ , smrk =  $4,31 \text{ cmol}^+ \text{kg}^{-1}$ ), od horizontu F se s narůstající hloubkou profilu hodnota CEC na obou stanovištích snižuje. V horizontu L existuje mírný,

ale významný rozdíl v CEC mezi bukem a smrkem. Tento rozdíl je nejvíce patrný v horizontu F, se zvětšující se hloubkou dochází k jeho stírání, přičemž v horizontu B už nelze mluvit o významném mezidruhovém rozdílu (viz obrázek 8, tabulka 6).



**Obr. 8:** Graf ukazující průběh CEC v půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování). Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a 95 % LSD intervaly.

**Tabulka 6:**

Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM) CEC (cmol\*kg<sup>-1</sup>) jednotlivých horizontů na stanovišti buku a smrku (8, respektive 7 opakování)

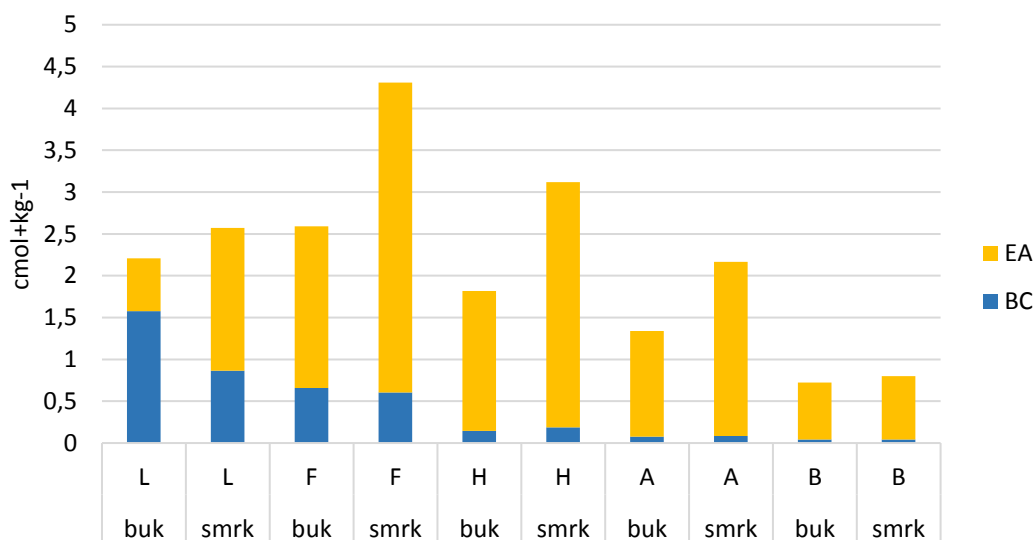
Horizont	L		F		H		A		B	
	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM
<b>Buk</b>	2,21	0,11	2,59	0,11	1,82	0,11	1,34	0,11	0,72	0,11
<b>Smrk</b>	2,57	0,11	4,31	0,11	3,12	0,11	2,17	0,11	0,80	0,11

Obsahy bazických kationtů BC (Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup> a Na<sup>+</sup>) mají své maximum pro oba typy porostu v horizontu L, ačkoliv pro bukové stanoviště je hodnota vyšší než pro smrkové (buk = 1,58 cmol\*kg<sup>-1</sup>, smrk = 0,86 cmol\*kg<sup>-1</sup>). S rostoucí hloubkou profilu se rozdíl v BC snižuje, přičemž už v horizontu F není patrný významný rozdíl mezi stanovišti.

Hodnoty výměnné acidity EA (suma  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$  a  $\text{H}^+$ ) jsou ve všech horizontech s výjimkou horizontu B vyšší pro smrk než pro buk. Na obou stanovištích lze ale pozorovat stejný vývojový trend. Od horizontu L dochází k prudkému nárůstu EA, který vrcholí v následujícím horizontu F (F horizont buku =  $1,93 \text{ cmol}^+\text{kg}^{-1}$ , F horizont smrku =  $3,71 \text{ cmol}^+\text{kg}^{-1}$ ). Po horizontu F následuje nepřetržitý pokles, přičemž v horizontu B už není významného rozdílu mezi porosty (B horizont buku =  $0,68 \text{ cmol}^+\text{kg}^{-1}$ , B horizont smrku =  $0,76 \text{ cmol}^+\text{kg}^{-1}$ ).

Nejvyšších hodnot bazické saturace bylo dosaženo na obou stanovištích v horizontu L (buk = 71,0 %, smrk = 34,0 %). Od horizontu L až k horizontu H je patrný dramatický pokles hodnot, přičemž mezi horizonty H až B hodnoty stagnují. Jak je patrné z obrázku 9, pouze v bukovém horizontu L je obsah bazických kationtů větší než EA. Ve všech ostatních horizontech zaujímají  $\text{H}^+$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$  a  $\text{Mn}^{2+}$  převážnou část z CEC. V bukovém horizontu L je bazická saturace tvořena především  $\text{Ca}^{2+}$  (79,6 %), který je následován  $\text{K}^+$  (10,3 %) a  $\text{Mg}^{2+}$  (9,6 %). Zcela minimálně je zastoupen  $\text{Na}^+$  (0,4%). Podobný trend je patrný i u smrkového stanoviště, kde je L horizont tvořen ze 70,0 %  $\text{Ca}^{2+}$ , 16,1 %  $\text{K}^+$ , 12,3 %  $\text{Mg}^{2+}$  a pouze 1,7 % připadá na  $\text{Na}^+$ . Z výměnné acidity zaujímá shodně na obou stanovištích největší podíl  $\text{H}^+$  (L horizont buku = 62,2 %, L horizont smrku = 92,2 %). Druhé místo v EA reprezentuje u buku  $\text{Mn}^{2+}$  (32,7 %), u smrku  $\text{Al}^{3+}$  (4,6 %). U buku následuje  $\text{Al}^{3+}$  (4,6 %),  $\text{Fe}^{2+}$  (0,4 %) a u smrku je to  $\text{Mn}^{2+}$  (2,1 %) a  $\text{Fe}^{3+}$  (1,0 %).

Na všechny v této kapitole zmíněné chemické parametry má rozhodující vliv typ porostu i horizontu (pro oboje p-hodnota = 0,0001).



**Obr. 9:** Sloupcový graf zastoupení výměnné acidity (EA) a bazických kationtů (BC) v celkové kationtové výměnné kapacitě (CEC) v jednotlivých půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování).

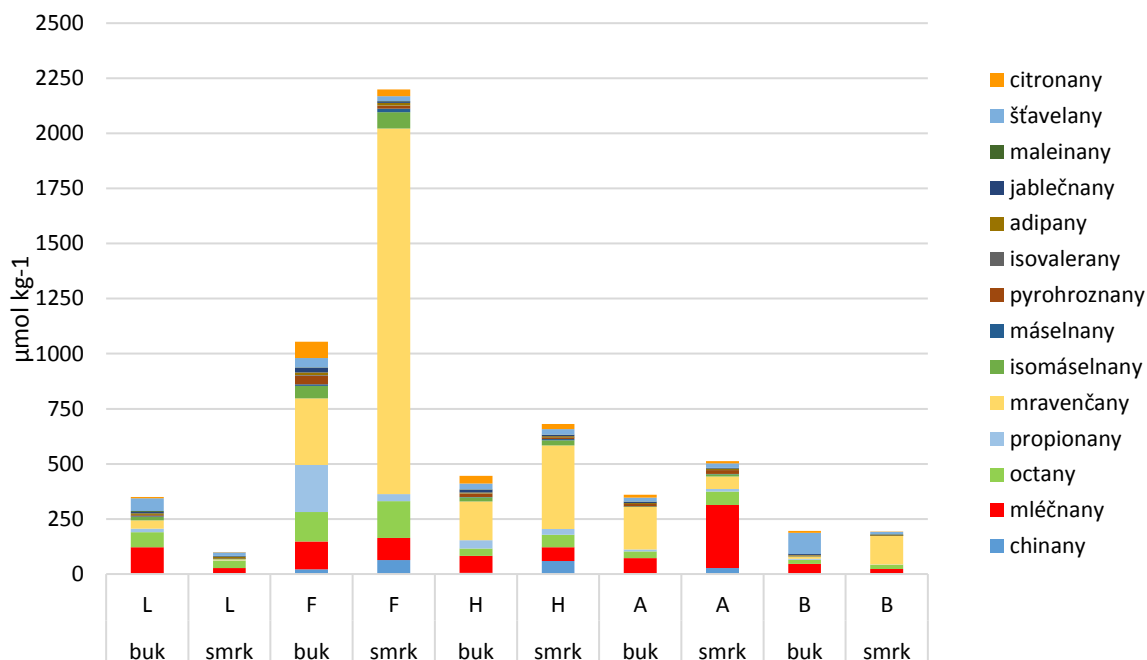
### 3.2.6. LMMOA

Z původně měřených dvaceti nízkomolekulárních organických kyselin bylo pro další výpočty šest vyřazeno, protože většina z měřených vzorků byla pod mezí detekce. Jednalo se o valerany, vinanny, fumarany, isocitronany, cis-akonitany a trans-akonitany.

Jak je patrné z obrázku 10 a tabulky 7, nejvyšší celkové koncentrace všech měřených LMMOA bylo dosaženo ve smrkovém porostu v horizontu F ( $2200 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). O více jak polovinu menší koncentrace byla naměřena v tom samém horizontu ale na stanovišti buku ( $1055 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). Přesto i pro buk platí, že nejvyšší naměřené koncentrace byly zaznamenány ve fermentačním horizontu. S výjimkou horizontu L převyšovaly koncentrace LMMOA naměřené na smrkovém stanovišti ty z bukového. Nejvyšších koncentrací v daných horizontech dosáhly nejčastěji mravenčany, a to ve smrkovém horizontu F ( $1659 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ), H ( $379 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ), B ( $131 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) a v bukovém F ( $301 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) a H ( $175 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). Další maximálních hodnot bylo dosaženo v bukovém horizontu L ( $121 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) a smrkovém horizontu A ( $287 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) pro mléčnany. Šťavelany představovaly hlavní LMMOA v bukovém B horizontu ( $95,6 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) a octany ve smrkovém horizontu L ( $34,5 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). Naopak nejnižších koncentrací dosahovaly obvykle máselnany, a to ve smrkovém L ( $0,41 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) a B ( $0,27 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) horizontu a bukovém H ( $0,46 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ), A ( $0,28 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) a B ( $0,27 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). U smrkových

horizontů F, H a A byly naměřeny nejnížší koncentrace pro isovalerany ( $0,68 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ,  $0,43 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ,  $0,38 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). Pro bukový L horizont to byly chinany ( $0,34 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ) a bukový F horizont maleinany ( $1,70 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ).

Po sečtení všech průměrných hodnot koncentrací LMMOA bylo zjištěno, že monokarboxylové kyseliny převládaly na smrkovém stanovišti (smrkové stanoviště =  $693 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , bukové stanoviště =  $388 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ), zatímco di- a trikarboxylové kyseliny zaznamenaly vyšší koncentrace na stanovišti buku (bukové stanoviště =  $93 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , smrkové stanoviště =  $45 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ).



**Obr. 10:** Sloupkový graf znázorňující koncentrace jednotlivých LMMOA v půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování).

**Tabulka 7:** Průměrné koncentrace LMMOA ( $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) v jednotlivých horizontech na stanovištích buku a smrku a jejich součty (modře jsou vyznačeny minimální koncentrace v daném horizontu, žlutě maximální, B = buk, S = smrk; 8, respektive 7 opakování)

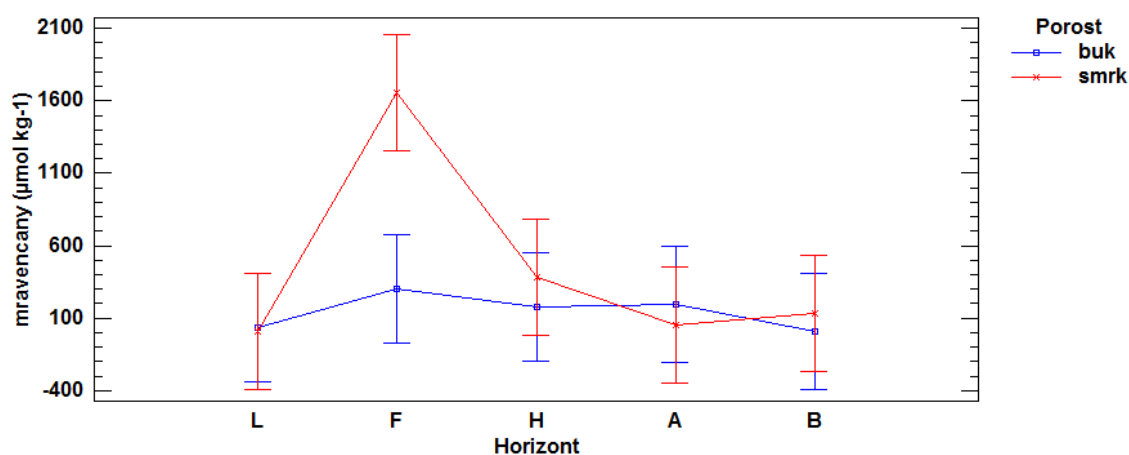
Horizont (porost)	L (B)	L (S)	F (B)	F (S)	H (B)	H (S)	A (B)	A (S)	B (B)	B (S)
chinany	0,34	4,55	21,6	64,1	5,78	59,4	1,16	26,7	1,04	4,06
mléčnany	121	22,1	126	99,1	77,0	62,2	71,5	287	45,5	18,3
octany	69,0	34,5	134	168	33,5	57,1	30,2	61,5	18,6	19,0
propionany	15,9	0,79	214	31,2	38,0	26,0	8,39	10,8	3,91	1,60
mravenčany	37,8	5,13	301	1659	175	379	194	56,3	11,1	131
isomáselnany	16,4	2,25	56,2	74,4	20,1	23,6	2,57	11,5	1,13	0,62
máselnany	3,10	0,41	8,29	16,2	0,46	5,60	0,28	1,10	0,27	0,27
pyrohroznany	3,33	0,97	38,3	13,3	15,0	7,03	9,52	16,9	1,24	0,40
isovalerany	1,44	0,45	3,51	0,68	1,62	0,43	0,71	0,38	0,88	0,38
adipany	7,57	7,56	11,4	12,8	4,23	6,42	3,98	5,56	2,62	2,97
jablečnany	5,80	2,72	21,6	6,34	12,7	5,64	5,73	3,50	4,34	1,48
maleinany	4,17	1,08	1,70	1,12	1,36	1,10	1,01	1,14	0,77	0,79
šťavelany	57,9	15,3	42,4	21,9	26,9	24,3	17,9	20,6	95,6	10,3
citronany	5,76	2,72	74,2	31,7	34,3	23,7	13,0	10,3	9,41	1,89
<b>Suma</b>	349	101	1055	2200	446	681	360	513	196	193

**Tabulka 8:** Základní statistické údaje charakterizující průměrné zastoupení LMMOA v celém půdním profilu na stanovišti buku a smrku (8, respektive 7 opakování)

	Buk					Smrk				
	Průměr ( $\mu\text{mol kg}^{-1}$ )	Stand. odchylka	Variační koeficient (%)	MIN	MAX	Průměr ( $\mu\text{mol kg}^{-1}$ )	Stand. odchylka	Variační koeficient (%)	MIN	MAX
chinany	6,2	17,0	273	0,16	98,4	31,8	34,8	109	0,20	124
mléčnany	89,6	73,0	81,4	8,88	303	97,7	301	308	0,18	1805
octany	58,8	74,5	127	0,26	355	68,0	101	148	2,11	528
propionany	58,8	106	180	1,08	406	14,1	17,2	122	0,24	67,1
mravenčany	146	372	255	1,63	1468	446	1140	256	0,57	5946
isomáselnany	20,2	35,1	174	0,30	162	22,5	51,0	227	0,30	277
máselnany	2,6	5,75	222	0,24	32,2	4,71	15,2	322	0,24	83,1
pyrohroznany	13,9	29,0	208	0,25	134	7,70	16,5	214	0,24	95,8
isovalerany	1,67	2,16	129	0,35	10,7	0,46	0,27	59,0	0,35	2,02
adipany	6,11	5,41	88,7	0,32	24,7	7,06	4,84	68,6	0,71	17,8
jablečnany	10,3	15,4	149	0,31	96,1	3,94	4,70	119	0,21	17,6
maleinany	1,85	2,99	161	0,35	19,2	1,05	0,34	32,3	0,39	1,73
šťavelany	47,8	95,5	200	7,39	598	18,5	7,25	39,3	4,76	33,0
citronany	28,2	45,5	162	0,49	227	14,05	19,4	138	0,37	96,7
<b>Suma</b>	492					738				

Z tabulky 8 je zřejmé, že ve smrkovém profilu je průměrná koncentrace LMMOA vyšší než v bukovém ( $738 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , respektive  $492 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). U buku dosahuje průměrná koncentrace  $146 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , zatímco u smrku je to více než trojnásobná hodnota  $446 \mu\text{mol kg}^{-1}$ . Dalšími nejčastějšími kyselinami jsou v následujícím pořadí tyto: mléčnany, octany, propionany, šťavelany, citronany (bukové stanoviště) a mléčnany, octany, chinany, isomáselnany, šťavelany (smrkové stanoviště). Jak je patrné ze standardních odchylek, měřené vzorky vykazovaly velkou variabilitu.

Průběh koncentrací mravenčanů ukazuje jejich výrazné nabohacení v horizontu F zejména na smrkovém stanovišti, kde hodnoty převyšují bukový profil více než pětinašobně (F horizont buku =  $301 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , F horizont smrku =  $1659 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). V ostatních horizontech se nevyskytuje žádný významný mezidruhový rozdíl (viz obrázek 11 a tabulka 9).



**Obr. 11:** Graf ukazující průběh koncentrací mravenčanů v půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování). Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a 95 % LSD intervaly.

#### Tabulka 9:

Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM) koncentrace mravenčanů ( $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) v jednotlivých horizontech na stanovišti buku a smrku (8, respektive 7 opakování)

Horizont	L		F		H		A		B	
	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM
<b>Buk</b>	37,8	265	301	265	175	265	194	283	11,1	283
<b>Smrk</b>	5,13	283	1659	283	379	283	56,3	283	131	283

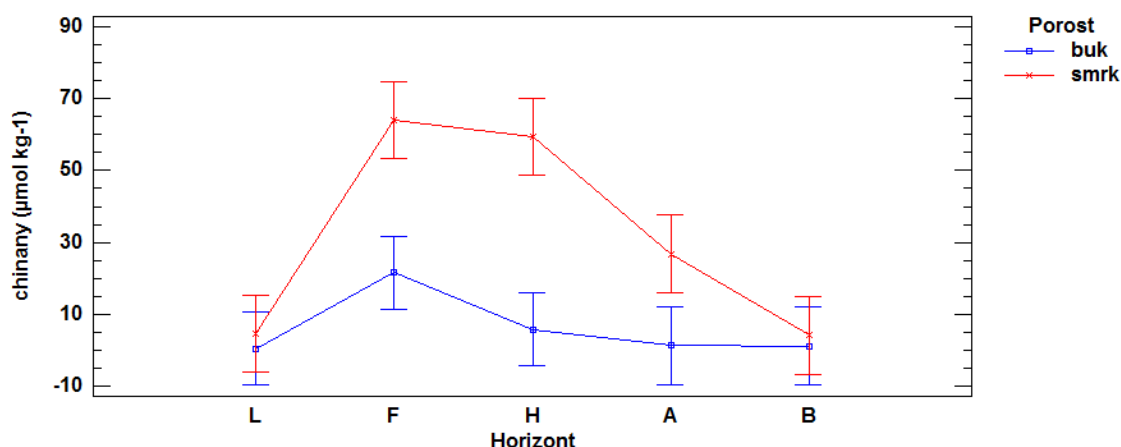
Poměrně podobný průběh vykazují v půdním profilu následující LMMOA: propionany, pyrohroznany, isovalerany, jablečnany a citronany. U těchto látek je patrné nabohacení v horizontu F, přičemž vždy větší na bukovém stanovišti (viz tabulka 10). Od horizontu F až do horizontu B je znatelný mírný pokles koncentrací, přičemž ani v jednom z horizontů, s výjimkou horizontu F, nelze prokázat rozdíl mezi stanovišti.

**Tabulka 10:**

Hodnoty aritmetického průměru koncentrace jednotlivých LMMOA ( $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) v horizontu F na stanovišti buku a smrku (8, respektive 7 opakování)

	propionany	pyrohroznany	isovalerany	jablečnany	citronany
<b>Buk</b>	214	38,3	3,51	21,6	74,2
<b>Smrk</b>	31,2	13,3	0,68	6,34	31,7

Nejpatrnější mezidruhový rozdíl v koncentracích LMMOA lze pozorovat pro chinany (viz obrázek 12). Zatímco v L horizontu ještě žádný mezidruhový rozdíl není viditelný, už v horizontu F dosahuje koncentrace nejvyšších hodnot z celého profilu (F horizont pro buk =  $21,6 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , F horizont pro smrk =  $64,1 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). S narůstající hloubkou profilu koncentrace klesají u buku i smrku, ale teprve až v B horizontu není mezi stanovišti významného rozdílu (viz tabulka 11).



**Obr. 12:** Graf ukazující průběh koncentrací chinanů v půdních profilech na stanovištích buku a smrku (8, respektive 7 opakování). Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a 95 % LSD intervaly.



**Tabulka 11:**

Hodnoty aritmetického průměru a střední chyby průměru (SEM) koncentrace chinanů ( $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) v jednotlivých horizontech na stanovišti buku a smrku (8, respektive 7 opakování)

Horizont	L		F		H		A		B	
	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM	Průměr	SEM
<b>Buk</b>	0,34	7,16	21,6	7,16	5,78	7,16	1,16	7,65	1,04	7,65
<b>Smrk</b>	4,55	7,65	64,1	7,65	59,4	7,65	26,7	7,65	4,06	7,65

Od ostatních kyselin se značně odlišuje chování šťavelanů a maleinanů. U šťavelanů bylo v bukovém B horizontu pozorováno značné zvýšení koncentrace, zatímco vzorky ze smrkové stanoviště vykazovaly pokračující sestupnou tendenci (B horizont buku =  $95,6 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , B horizont smrku =  $10,3 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). Od horizontu L až k horizontu A přitom nebylo možné pro šťavelany potvrdit významnou odchylku mezi stanovišti. Druhý případ se týká maleinanů, kde naopak neobyčejné navýšení koncentrací vykazuje bukový horizont L (L horizont buku =  $4,17 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , L horizont smrku =  $1,08 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ), přičemž ve zbytku půdního profilu koncentrace nepřesáhne  $2 \mu\text{mol kg}^{-1}$ . U mléčnanů, octanů, isomáselnanů, máselnanů a adipanů nebyl zaznamenán žádný významný rozdíl mezi stanovišti.

Z tabulky 12 je patrné, které proměnné mají vliv na koncentrace vybraných LMMOA a na jejich celkový obsah. Statisticky významné vztahy na různých hladinách významnosti byly objeveny mezi celkovým obsahem organických kyselin a základních živin, jako je Ca, K, Mg,  $\text{NH}_4^+$ , případně  $\text{SO}_4^{2-}$  (pouze pro buk). Dále byly s obsahy živin ve významné pozitivní korelaci octany a mléčnany na bukovém stanovišti a šťavelany na stanovišti smrkovém. S octany a mléčnany korelovaly ještě hodnoty vlhkosti ( $p < 0,05$ , pouze bukové stanoviště), se šťavelany hodnoty  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  ( $p < 0,001$ ).

**Tabulka 12:**

Hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu pro vztahy mezi vybranými LMMOA a různými proměnnými

	BUK					SMRK				
	mravenčany	mléčnany	octany	šťavelany	suma LMMOA	mravenčany	mléčnany	octany	šťavelany	suma LMMOA
<b>vlhkost</b>	0,0207	0,4193*	0,4272*	-0,1212	0,2444	0,2039	-0,1079	0,2013	0,1442	0,1853
<b>pH (H<sub>2</sub>O)</b>	-0,2545	-0,0326	-0,1605	0,0658	-0,2867	-0,2573	-0,1592	-0,2807	-0,5725**	-0,3177
<b>Al</b>	0,4341*	0,0982	0,2952	-0,1490	0,4224*	-0,0737	0,1288	-0,0229	0,4792*	-0,0091
<b>Ca</b>	0,1788	0,5427**	0,8412***	0,1006	0,5674**	0,5984**	0,0032	0,5506**	0,3134	0,5944**
<b>Fe</b>	0,2438	0,0300	0,0698	-0,0953	0,2235	-0,0752	0,0751	-0,0511	0,4680*	-0,0273
<b>K</b>	0,3332*	0,5102*	0,7741***	-0,0134	0,6847***	0,4110*	-0,0430	0,4050*	0,5865**	0,4628*
<b>Mg</b>	0,2181	0,5040*	0,7645***	0,0427	0,5679**	0,4931*	0,0126	0,4384*	0,4335*	0,5035*
<b>NH<sub>4</sub><sup>+</sup></b>	0,0281	0,4156*	0,5245**	-0,0466	0,3876*	0,7985***	-0,0219	0,7053***	0,1546	0,7580***
<b>NO<sub>3</sub><sup>-</sup></b>	-0,1046	-0,0427	-0,0748	-0,1367	-0,1071	0,0431	0,8124***	0,4208*	0,3857*	0,2672
<b>SO<sub>4</sub><sup>2-</sup></b>	0,1484	0,4116*	0,4701*	0,0580	0,4592*	-0,1206	0,2135	-0,0318	0,3231	-0,0445

\* – hladina významnosti  $p < 0,05$

\*\* – hladina významnosti  $p < 0,001$

\*\*\* – hladina významnosti  $p < 0,0001$

Vícefaktorová analýza ANOVA ukázala, že typ porostu má rozhodující vliv pouze na chinany ( $p$ -hodnota = 0,0001), propionany ( $p$ -hodnota = 0,001), isovalerany ( $p$ -hodnota = 0,0012) a jablečnany ( $p$ -hodnota = 0,0222). Naopak hloubka půdního profilu, tedy faktor horizontu významně ovlivňuje následující LMMOA: chinany ( $p$ -hodnota = 0,0001), octany ( $p$ -hodnota = 0,0003), propionany ( $p$ -hodnota = 0,0001), mravenčany ( $p$ -hodnota = 0,0051), isomáselnany ( $p$ -hodnota = 0,0001), máselnany ( $p$ -hodnota = 0,0224), pyrohroznany ( $p$ -hodnota = 0,0271), isovalerany ( $p$ -hodnota = 0,0457), adipany ( $p$ -hodnota = 0,0001), citronany ( $p$ -hodnota = 0,0002). Pouze u mléčnanů, šťavelanů a maleinanů nebyl prokázán vliv ani jednoho studovaného faktoru.

### 3.2.7. PLOŠNÉ ZÁSoby

Byly spočítány plošné zásoby (jednotky  $\text{kg ha}^{-1}$ , případně  $\text{g ha}^{-1}$ ) pro veškeré LMMOA a některé vybrané anionty, prvky a DOC (viz tabulka 13 a obrázky 13, 14, 15). Z organických kyselin mají v půdě velice vysokou zásobu mravenčany, a to na stanovišti smrku ( $28,6 \text{ kg ha}^{-1}$ ), zatímco na bukovém stanovišti je

zásoba stejné kyseliny téměř 7x menší (4,08 kg ha<sup>-1</sup>, viz obrázek 14). Relativně velké zásoby vykazují mléčnany na bukovém i smrkovém stanovišti (17,4 kg ha<sup>-1</sup>, respektive 11,1 kg ha<sup>-1</sup>). Úplně nejvyšší hodnoty ale dosáhly šťavelany na bukovém stanovišti (36,9 kg ha<sup>-1</sup>, viz obrázek 15).

V případě NH<sub>4</sub><sup>+</sup> je plošná zásoba značně vyšší u buku než u smrku (16,4 kg ha<sup>-1</sup>, respektive 9,46 kg ha<sup>-1</sup>). Co se týče aniontů, vyšší plošná zásoba je patrná na stanovišti smrku (128 kg ha<sup>-1</sup>, buk = 90,0 kg ha<sup>-1</sup>), přičemž u ostatních aniontů je tomu naopak. Hlavní zásobu v půdě má z bazických kationtů K, jehož zásoby na bukovém stanovišti jsou dvojnásobné v porovnání se smrkem (buk = 36,5 kg ha<sup>-1</sup>, smrk = 18,1 kg ha<sup>-1</sup>). Druhým nejzastoupenějším je překvapivě Na (buk = 16,5, smrk = 20,3 kg ha<sup>-1</sup>). Až poté následuje nejvýznamnější prvek bazické saturace organických horizontů Ca, po něm Mg. I co se týče zásob rozpuštěného organického uhlíku, je mezidruhový rozdíl zřejmý (buk = 290,3 kg ha<sup>-1</sup>, smrk = 219,4 kg ha<sup>-1</sup>).

**Tabulka 13:**

Průměrné hodnoty plošných zásob LMMOA, některých aniontů, prvků a DOC na smrkovém a bukovém stanovišti (8, respektive 7 opakování)

	chinany	mléčnany	octany	propionany	mravenčany	isomáselnany	máselnany
	kg ha <sup>-1</sup>						
<b>Buk</b>	0,94	17,4	4,97	1,84	4,08	0,70	0,12
<b>Smrk</b>	5,39	11,1	5,50	0,80	28,6	0,79	0,18

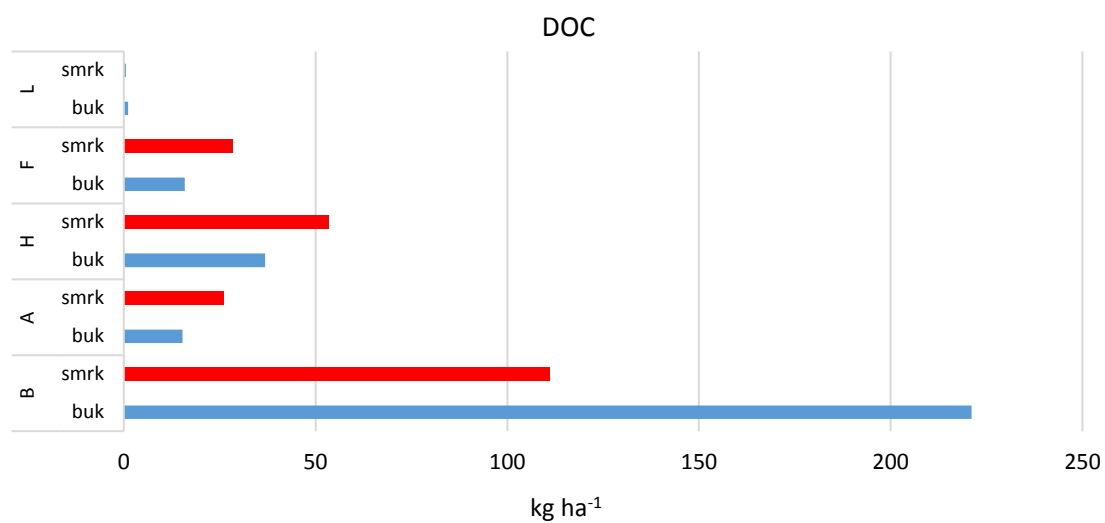
	pyrohroznany	isovalerany	adipany	jablečnany	maleinany	šťavelany	citronany
	kg ha <sup>-1</sup>						
<b>Buk</b>	0,68	0,36	1,62	2,56	0,39	36,9	8,40
<b>Smrk</b>	0,41	0,15	1,78	0,89	0,35	3,66	2,33

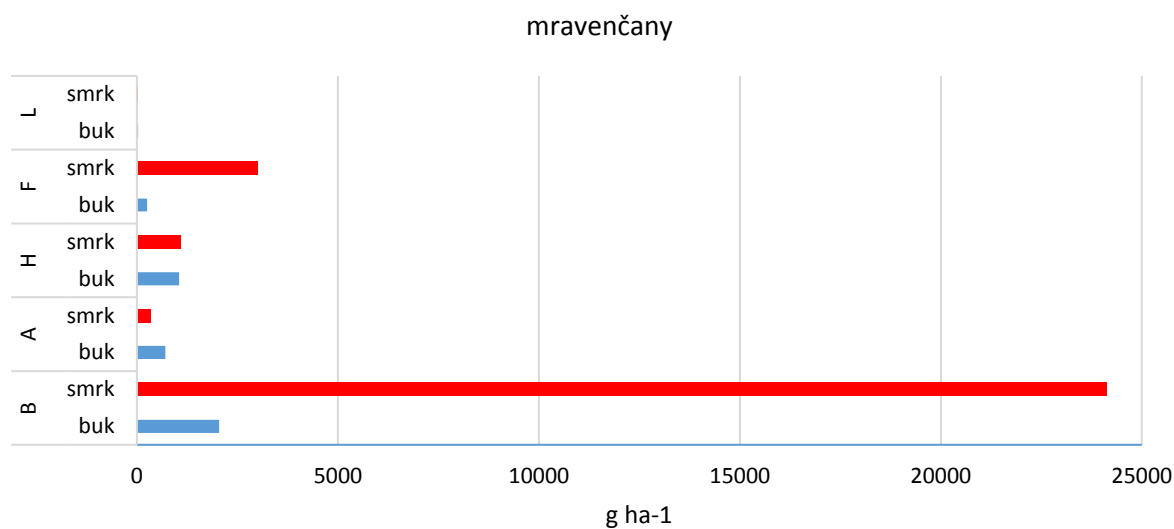
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	Al	Ca	Fe
	kg ha <sup>-1</sup>						
<b>Buk</b>	16,4	31,4	90,0	29,0	5,53	4,50	1,09
<b>Smrk</b>	9,46	21,4	128	24,0	19,5	3,20	4,05

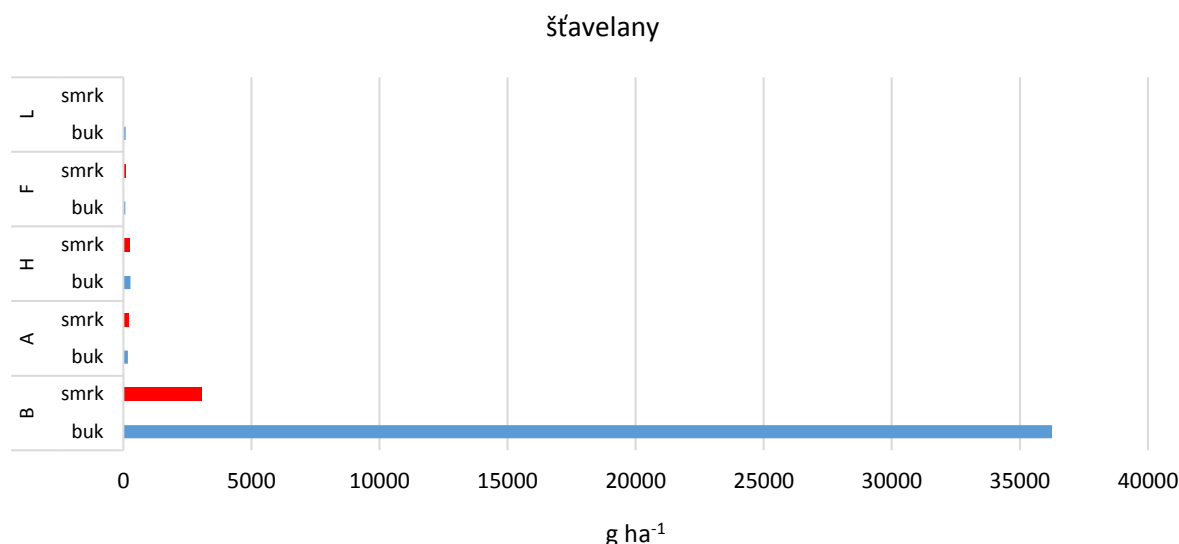
	K	Mg	Na	P	S	Si	DOC
	kg ha <sup>-1</sup>						
<b>Buk</b>	36,5	3,51	16,5	1,88	6,40	3,75	290
<b>Smrk</b>	18,1	3,76	20,3	11,1	25,0	28,5	219



**Obrázek 13:** Graf znázorňující rozložení plošných zásob DOC v kg ha<sup>-1</sup> v půdním profilu na bukovém a smrkovém stanovišti (8, respektive 7 opakování).



**Obrázek 14:** Graf znázorňující rozložení plošných zásob mravenčanů v g ha<sup>-1</sup> v půdním profilu na bukovém a smrkovém stanovišti (8, respektive 7 opakování).



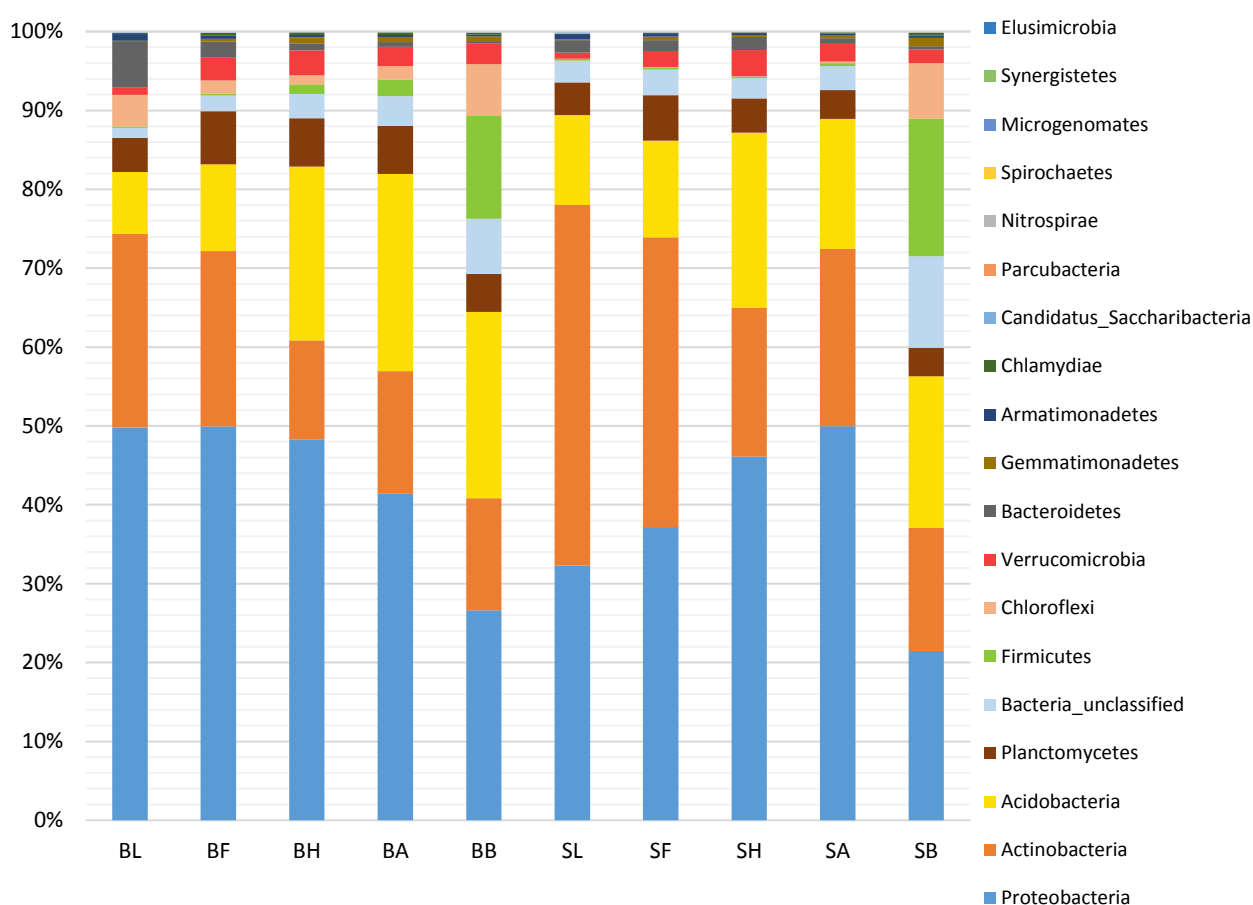
**Obrázek 15:** Graf znázorňující rozložení plošných zásob šťavelanů v  $\text{g ha}^{-1}$  v půdním profilu na bukovém a smrkovém stanovišti (8, respektive 7 opakování).

### 3.2.8. SLOŽENÍ MIKROBIÁLNÍHO SPOLEČENSTVA

Illumina sekvenace a následné taxonomické zařazení bakteriální DNA z databáze ukázalo, že na lokalitě Paličnick se vyskytuje přes 20 zařaditelných kmenů, přičemž taxonomicky neurčitelné bakterie byly zařazeny do společné skupiny. Z celkového čísla bylo vzato v úvahu pouze 18 kmenů, protože u zbytku bylo zastoupení naprosto minimální (procentuálně ani nebylo možné vyjádřit). Na bukové i smrkové lokalitě bylo shodně identifikováno 17 kmenů bakterií. Pro každé stanoviště byl identifikován pouze jeden unikátní kmen, který na druhém nalezen nebyl (buk – *Elusimicrobia*, smrk – *Spirochaetes*).

Jak ukazuje obrázek 16, největší zastoupení má na obou lokalitách a ve všech horizontech kmen *Proteobacteria*. Zároveň ale tento kmen vykazuje odlišné chování na bukovém a smrkovém stanovišti. Zatímco pro bukový porost platí, že zastoupení kmene je stejné v horizontu L i F a začíná klesat až od horizontu H, u smrkového porostu naopak od horizontu L až do horizontu A vykazuje kmen vzestupnou tendenci. Až v horizontu B shodně dosahuje bukové i smrkové stanoviště minima. Druhým nejzastoupenějším kmenem je u buku i smrku kmen *Actinobacteria*. Mírně vyšší zastoupení vykazuje tento kmen na stanovišti smrku. Nicméně mírně sestupná tendence jeho zastoupení s rostoucí hloubkou půdního profilu je pro smrk i buk podobná. Illumina sekvenace určila jako třetí nejzastoupenější kmen *Acidobacteria*. Na bukovém stanovišti vykazuje vzestupný trend s rostoucí hloubkou, zatímco pro smrk žádný trend prokazatelný není. Relativně podobné zastoupení ve všech bukových i smrkových horizontech existuje pro kmen *Planctomycetes*. Další zajímavou skupinou jsou

nezařaditelné bakterie, které mají významné maximum v obou horizontech B. Pozornost vyžadující skupinu představuje kmen *Firmicutes*, který vykazoval významnější nabohacení pouze v horizontu B, a to shodně pro buk i smrk. Kmen *Chloroflexi* se jeví být posledním významnějším kmenem, který je zastoupen taktéž zejména v horizontu B. Zbývajících 12 kmenů bylo detekováno pouze v malém procentuálním zastoupení plošně ve všech horizontech, případně v některých úplně chyběly. V každém případě nebyl patrný žádný signifikantní rozdíl mezi horizonty, případně mezi porosty. Zajímavé je srovnání horizontů B, které vypadají, co se týče zastoupení bakteriálních kmenů, velice podobně. Vystupuje zde 5 hlavních skupin ve velice podobném poměru, navíc významně narostlo zastoupení nezařaditelných bakterií.



**Obrázek 16:** Graf znázorňující průměrné relativní zastoupení jednotlivých zjištěných bakteriálních kmenů v půdních horizontech (B = buk, S = smrk, 8 opakování pro buk, 7 pro smrk)

Z vypočtených Pearsonových korelačních koeficientů pro vztah mezi nejzastoupenějšími bakteriálními kmeny a půdními charakteristikami na bukovém stanovišti je zřejmé, že na hladině významnosti  $p < 0,05$  existuje pouze minimum statisticky prokazatelných vztahů (viz tabulka 14). Kmen *Acidobacteria*

vykazuje negativní korelaci s vlhkostí ( $r = -0,9201$ ) a obsahem Ca ( $r = -0,8913$ ). Kmen *Planctomycetes* má silnou negativní korelaci s  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  ( $r = -0,9046$ ). Na druhou stranu méně prokazatelných korelací je v tabulce 14 patrných poměrně hodně. Na stanovišti buku lze nevyšší korelaci pro kmen *Proteobacteria* vyčíst u vlhkosti ( $r = 0,8717$ ), dále pro obsahy K ( $r = 0,7190$ ) a Mg ( $r = 0,7717$ ). Dále se zdá, že kmen *Actinobacteria* pozitivně reaguje na vlhkost ( $r = 0,7557$ ) a na obsahy Ca ( $r = 0,8380$ ) a  $\text{PO}_4^{3-}$  ( $r = 0,7395$ ). Kmen *Acidobacteria* kromě vlhkosti a obsahu Ca vykazuje další negativní korelace pro obsahy K ( $r = -0,6823$ ),  $\text{NH}_4^+$  ( $r = -0,6903$ ) a  $\text{PO}_4^{3-}$  ( $r = -0,7699$ ). Kmen *Planctomycetes* by kromě  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  mohl být ovlivněn obsahem Al ( $r = 0,7768$ ), Fe ( $r = 0,7046$ ),  $\text{NO}_3^-$  ( $r = 0,8245$ ) a  $\text{SO}_4^{2-}$  ( $r = 0,7010$ ). Pro kmen *Firmicutes* se ukazuje jako nejvíce signifikantní negativní korelace s vlhkostí ( $r = -0,7603$ ). Pro kmen *Chloroflexi* se zdá být významný faktor obsahu  $\text{NO}_3^-$  ( $r = -0,8087$ ), Al ( $r = -0,8114$ ), Fe ( $r = -0,7872$ ).

**Tabulka 14:**

Hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu pro vztahy mezi vybranými bakteriálními kmeny a některými půdními charakteristikami na bukovém stanovišti

	BUK					
	Proteobacteria	Actinobacteria	Acidobacteria	Planctomycetes	Firmicutes	Chloroflexi
vlhkost	0,8717	0,7557	-0,9201*	0,0214	-0,7603	-0,3646
pH (H <sub>2</sub> O)	-0,0297	0,5849	-0,5152	-0,9046*	0,0575	0,5931
suma LMMOA	0,6102	0,4529	-0,5070	0,7206	-0,5605	-0,5785
Al	0,4781	-0,4220	0,2282	0,7768	-0,4572	-0,8114
Ca	0,6690	0,8380	-0,8913*	0,2356	-0,5743	-0,2685
Fe	0,4667	-0,4620	0,2575	0,7046	-0,4452	-0,7872
K	0,7190	0,5672	-0,6823	0,5518	-0,6234	-0,5200
Mg	0,7717	0,4670	-0,6167	0,6028	-0,6746	-0,6149
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	0,6161	0,6255	-0,6903	0,5238	-0,5331	-0,4175
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0,5223	-0,3062	0,1088	0,8245	-0,4825	-0,8087
PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	0,5552	0,7395	-0,7699	0,3804	-0,4728	-0,2750
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0,3223	0,2071	-0,3164	0,7010	-0,2263	-0,3696

\* – hladina významnosti  $p < 0,05$

Na smrkovém stanovišti, podobně jako na bukovém, bylo na hladině významnosti  $p < 0,05$  prokázáno velmi malé množství korelací. Jedná se o vztah kmene *Proteobacteria* s obsahem Fe ( $r = 0,9105$ ) a dále o vztahy kmene *Planctomycetes* s obsahem Ca ( $r = 0,9761$ ), K ( $r = 0,9100$ ),  $\text{PO}_4^{3-}$  ( $r = 0,9832$ ) a sumou LMMOA ( $r = 0,9266$ ). U kmene *Planctomycetes* byla ale objevena jedna korelace na hladině významnosti  $p < 0,001$ , a to s obsahem  $\text{NH}_4^+$  ( $r = 0,9928$ ). Další prokázané korelace již nejsou tak statisticky průkazné jako výše uvedené, nicméně bylo jich nalezeno poměrně hodně. Kmen *Proteobacteria* kromě obsahu Fe dále pozitivně koreluje s obsahem Al ( $r = 0,7121$ ) a negativně s  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$

( $r = -0,7074$ ). Nejvýznamnější korelace pro kmen *Actinobacteria* jsou pozitivní korelace s vlhkostí ( $r = 0,7943$ ) a negativní s Al ( $r = -0,6530$ ) a  $\text{SO}_4^{2-}$  ( $r = -0,6945$ ). Další kmen *Acidobacteria* je ovlivňován zejména obsahem Al ( $r = 0,7225$ ) a  $\text{PO}_4^{3-}$  ( $r = 0,9832$ ). Kmen *Firmicutes* negativně koreluje s obsahem  $\text{NO}_3^-$  ( $r = -0,7581$ ) a kmen *Chloroflexi* vykazuje negativní korelaci s obsahem K ( $r = -0,6493$ ) a  $\text{NO}_3^-$  ( $r = -0,7618$ ).

#### Tabulka 15:

Hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu pro vztahy mezi vybranými bakteriálními kmeny a některými půdními charakteristikami na smrkovém stanovišti

	SMRK					
	Proteobacteria	Actinobacteria	Acidobacteria	Planctomycetes	Firmicutes	Chloroflexi
vlhkost	0,0021	0,7943	-0,5388	0,7491	-0,5797	-0,5912
pH (H <sub>2</sub> O)	-0,7074	0,4606	-0,4516	-0,3553	0,3529	0,3474
suma LMMOA	0,2145	0,2303	-0,3080	0,9266*	-0,3570	-0,3630
Al	0,7121	-0,6530	0,7725	-0,0696	-0,2593	-0,2505
Ca	0,0499	0,3785	-0,4217	0,9761*	-0,3218	-0,3307
Fe	0,9105*	-0,4728	0,4947	-0,1755	-0,4590	-0,4473
K	0,4147	0,3262	-0,1768	0,9100*	-0,6430	-0,6493
Mg	0,2034	-0,3909	0,3089	0,5989	0,0053	0,0043
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	0,0982	0,5930	-0,5490	0,9928**	-0,5023	-0,5125
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0,5301	0,5200	-0,5474	0,8240	-0,7581	-0,7618
PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	0,0213	0,6098	-0,6036	0,9832*	-0,4361	-0,4466
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0,4556	-0,6945	0,6052	0,2086	0,0080	0,0139

\* – hladina významnosti  $p < 0,05$

\*\* – hladina významnosti  $p < 0,001$



## 4. DISKUZE

Tím, že byly pro tuto práci vybrány lokality, na nichž jsou všechny působící abiotické faktory (množství srážek, nadmořská výška, expozice, geologické podloží) téměř shodné, bylo dosaženo velice vhodných podmínek ke studiu vlivu stromového patra na půdní charakteristiky (Binkley and Fisher 2013).

### 4.1. ROZDÍLY V ZÁKLADNÍCH PŮDNÍCH CHARAKTERISTIKÁCH

Podle změřených hodnot je zřejmé, že půdy na Paličnicku v Jizerských horách jsou silně kyselé (viz tabulka 3 a 4), přičemž půdy ovlivněné smrkovým stromovým patrem vykazují nižší hodnoty aktivní a výměnné půdní reakce než ty ovlivněné bukem. To je v souladu s pracemi Borůvka et al. (2009), Bradová et al. (2015), Tejnecký et al. (2013), jejichž zájmová území se nacházela taktéž v Jizerských horách. I další práce z jiných oblastí potvrzují a vysvětlují tento pozorovaný trend mezi listnatými a jehličnatými stromy (Augusto et al. 2002, Hagen-Thorn et al. 2004a, Hansson et al. 2011). Hodnoty pH narůstají směrem s rostoucí hloubkou půdního profilu, což může být vysvětleno odeznívajícím acidifikačním vlivem smrkového a bukového stromového patra (modifikace srážek, kyseliny uvolňující se při rozkladu opadu atd.) (Augusto et al. 2002). Nejnižších hodnot výměnného pH bylo dosaženo v F horizontu smrku, kde  $pH_{BaCl_2}$  kleslo až na hodnotu 2,64. Zároveň však byla v tomto horizontu naměřena nejvyšší kationtová výměnná kapacita, a to  $4,31 \text{ cmol}^+ \text{ kg}^{-1}$ . Z naměřených údajů je jasné, že převážnou část půdního sorpčního komplexu tvoří nasorbované vodíkové protony. Toto tvrzení potvrzuje obrázek 9, z něhož je zřejmé, že pouze v horizontu L je CEC tvořena z nadpoloviční většiny bazickými kationty. S výjimkou tohoto horizontu můžeme říct, že sorpční komplex půd na Paličnicku je nenasycený ( $BS = 50-30 \%$ ), až extrémně nenasycený ( $BS < 30 \%$ ).

Koncentrace vodou extrahovatelných i výměnných prvků byly ve vzorcích obvykle nejvyšší v horizontech L, či F, což nabízí vysvětlení, že hlavním zdrojem živin je listový opad a jeho rozklad, případně nabohacené srážky. Pokud tento předpoklad platí, pak můžeme tvrdit, že změřené vyšší koncentrace Ca a K na stanovišti buku (horizont L a F) jsou v souladu s výsledky práce Berger et al. (2009), který uvádí, že v asimilačních orgánech buku je průkazně více Ca, K a Na než u smrku. Zvýšené koncentrace Fe na stanovišti smrku v horizontech H a A (viz obrázek 7) můžeme přisoudit účinnějšímu zvětrávání železo-obsahujících minerálů. Další pozorovatelný rozdíl je ve vlhkosti. Ačkoliv jsou průměrné hodnoty změřené v této práci u obou stanovišť vyšší, než například hodnoty uvedené ve Vesterdal et al. (2012) (zde průměr buk = 35 %, průměr smrk = 22 %), je v obou případech patrné, že jehličnatá stanoviště vykazují nižší vlhkost než listnatá. Odlišnost mezi výsledky této a výše zmíněné

práce by mohla být vysvětlena rozdílem v průměrných ročních srážkách (Paličnick – cca 1135 mm, Vesterdal et al. (2012) Dánsko – 579–783 mm). Na základě těchto výsledků se lze domnívat, a tuto domněnku některé dřívější práce potvrdily, že buk vytváří vhodnější půdní podmínky než smrk (Augusto et al. 2002, Berger et al. 2009).

Podporu hypotézy o esenciálním vlivu porostu na půdní vlastnosti vytváří také horizontální variabilita sledovaných charakteristik. Koncentrace základních dostupných živin (ve vodném extraktu i v extrakci  $\text{BaCl}_2$ ), mezi něž patří Ca, K nebo Mg směrem do hloubky klesají a od horizontu A do horizontu B jsou víceméně totožné. U většiny sledovaných vlastností (CEC, pH, vlhkost) a prvků (Fe, Na, Ca, Mg atd.) bylo navíc zřejmé, že v horizontu B již neexistuje statisticky významná odlišnost mezi bukovým a smrkovým stanovištěm. To dokazuje, že vliv stromového patra je hloubkově omezen. Tento závěr je v souladu s předchozími pracemi (Augusto et al. 2003, Finzi et al. 1998).

Zajímavé je, že tato práce nepotvrdila předpoklad, že obsah DOC závisí na typu porostu. Ačkoliv se koncentrace DOC měnily v závislosti na horizontu (p-hodnota = 0,0001), závislost na porostu nebyla prokázána. Tento výsledek odporuje předchozím pracím, například Strobel et al. (1999, 2001) a Tejnecký et al. (2010), kteří došli k závěru, že na smrkovém stanovišti bude více DOC než na bukovém stanovišti. Naopak v této práci byly naměřeny nejvyšší koncentrace v horizontu F, a to na stanovišti bukovém. Na druhou stranu Oulehle et al. (2016) došel k výsledku, že v L horizontu buku je větší koncentrace DOC než u smrku.

Co se týče plošných zásob LMMOA, nejvyšších hodnot dosáhly šťavelany (bukové stanoviště), mravenčany (smrkové stanoviště) a mléčnany (bukové stanoviště) (viz tabulka 12). V případě šťavelanů je to způsobeno jejich vysokou koncentrací v mocném horizontu B, který byl na bukovém stanovišti hluboký 25 cm (viz obrázek 15). Podle práce Dauer and Perakis (2014) by se dalo předpokládat, že celkové zásoby šťavelanů budou ještě mnohem vyšší, protože šťavelany vytváří v půdě spolu s Ca nerozpustné Ca-šťavelany. To, že velké plošné zásoby nebyly vypočítány pro propionany, adipany nebo například jablečnany, je samozřejmě způsobeno jejich nižší koncentrací v rámci celého půdního profilu, ale následně i fakt, že vykazovaly nabožení pouze v mělkých organických horizontech, zatímco v minerálních měly svá minima. Podobně jako ve studii Oulehle et al. (2016), i v této práci se zdají být plošné zásoby DOC vyšší na bukovém než na smrkovém stanovišti. Oulehle et al. (2016) tento trend vysvětluje větším objemem nadzemní biomasy bukového porostu ve srovnání se smrkovým. Při pohledu na obrázek 3 a korunové projekce pro bukové a smrkové stanoviště, může se i tato práce přiklonit k vysvětlení podanému výše zmíněnými autory.

Velké plošné zásoby Fe a Al u smrku jsou opět způsobeny jejich výrazným nabohacením v mocných minerálních horizontech (Fe v A horizontu, Al v B horizontu), které vypovídá o podzolizačním efektu jehličnatých stromů (Lundström et al. 2000). Vyšší zásoby Ca a Na u buku způsobují jejich vyšší koncentrace v organických horizontech, kam se dostanou s opadem, zatímco v minerálních horizontech jsou koncentrace u buku i smrku rovnocenné. Relativně vyšší zásoby Na u smrku způsobují jeho vyšší koncentrace v A horizontu, zatímco u buku koncentrace Na klesají směrem do hloubky profilu strměji.

#### 4.2. VLIV NA NÍZKOMOLEKULÁRNÍ ORGANICKÉ KYSELINY

Z výsledků měření nízkomolekulárních organických kyselin je zřejmé, že se jejich zastoupení v půdě kvantitativně i kvalitativně liší. Pořadí souhrnných koncentrací LMMOA vypadá pro bukové stanoviště následovně:  $F > H > L > A > B$ , zatímco pro smrkové stanoviště takto:  $F > H > A > B > L$ . Tento výsledek je částečně v rozporu s prací Tejnecký et al. (2017, under review), v níž je pořadí stejné pro bukové i smrkové horizonty, a to:  $L > F > H > A > B$ . V této práci zjištěné velké koncentrace v F horizontu mohou být zapříčiněny tím, že právě v tomto horizontu byla v době odběru vzorků nejvyšší mikrobiální aktivita, která způsobuje rozklad nahromaděné organické hmoty, při němž dochází k velké produkci LMMOA. Z tabulky 8 je zřejmé, že ve smrkovém profilu je průměrná koncentrace LMMOA vyšší než v bukovém ( $738 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , respektive  $492 \mu\text{mol kg}^{-1}$ ). Tak veliký rozdíl je způsoben zejména odlišností v koncentraci hlavní LMMOA, kterou jsou mravenčany. Vyšší obsahy LMMOA lze u smrku vysvětlit tvorbou opadu, při jehož rozkladu je uvolňováno větší množství kyselin (Nykvist 1963). S výjimkou L horizontů lze z výsledků této práce usuzovat, že s narůstající hloubkou profilu klesá množství LMMOA v půdě. K tomu stejnému závěru dospěl například i van Hees et al. (2002).

Nejčastěji se ve vzorcích vyskytovaly mravenčany, mléčnany, octany, šťavelany a citronany. První tři jmenované organické kyseliny jsou monokarboxylové, což potvrzuje výsledky prací Jones (1998) a Strobel (2001), které tvrdily, že nejvyšších koncentrací v půdě dosahují právě kyseliny nesoucí jednu karboxylovou skupinu. Ovšem máselnanů, které jsou také monokarboxylové, bylo detekováno v půdě velice málo (viz tabulka 7). Dikarboxylová kyselina jablečná je dle Nykvist (1963) obsažena ve větším množství ve smrkovém opadu, nicméně v této práci byla vyšší průměrná koncentrace naměřena na bukovém stanovišti. Sám Nykvist (1963) tento nesoulad vysvětluje tím, že z bukového opadu se jablečnany uvolňují taktéž, ale ne okamžitě. Vzhledem k době sběru vzorků se toto vysvětlení zdá reálné.

Vyšší obsahy LMMOA v horizontech F, H a A na smrkovém stanovišti mohou vést k účinnějšímu zvětrávání minerálů, které se projevuje zvýšeným obsahem Fe v horizontu H a A (viz obrázek 7), případně i celkovým zvýšením obsahu Si ve všech horizontech smrku oproti bukovému stanovišti (data neprezentována). Zvýšená aktivita LMMOA zčásti může vést k mobilizaci Fe a jeho následnému vysrážení v minerálních horizontech (Lundström et al. 2000). Tento proces by mohl vysvětlovat, proč se na stejném podloží, za stejných abiotických podmínek vyvinul pod smrkovým porostem kryptopodzol, zatímco pod bukovým porostem kambizem.

Nízkomolekulární organické kyseliny tvořily v průměru do 5 procent z celkového rozpuštěného organického uhlíku, což je v souladu s jinými studiemi zabývajícími se LMMOA v půdě (van Hees et al. 2000, Strobel 2001). Při posuzování obsahu a zastoupení LMMOA v půdě je potřeba brát v úvahu i období, kdy byly vzorky odebrány. Podíváme-li se totiž na zdroje LMMOA v půdě, zjistíme, že většina z nich podléhá sezónním změnám. Tejnecký et al. (2017, under review) jich uvádí ve své práci několik: mikrobiální aktivita, vymývání čerstvého opadu, rozklad organické hmoty, kořenové exudáty a jejich dekompozice. Vzorky pro tuto práci byly odebírány na začátku září, kdy se dá očekávat pozvolné utlumování mikrobiální činnosti a nedostatek čerstvého opadu (Baldrian et al. 2013). Předpokládané oživení organických horizontů o mikroorganismy, účinný rozklad organické hmoty a uvolňování prvků z opadu do organických horizontů může vysvětlovat vysokou míru pozitivní korelace mezi obsahy jednotlivých živin a celkovým obsahem LMMOA (viz tabulka 12). Relativně negativní korelace, ale ne úplně průkazná, byla zjištěna pro vztah mezi  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$  a LMMOA. Tento nejasný vztah zčásti odpovídá průběhu křivky aktivní půdní reakce. Nejvyšší obsahy LMMOA byly naměřeny v L a B horizontu, tedy v místech s nejvyšším pH, zatímco F a H horizonty byly obohaceny o LMMOA. Fakt, že existují korelace, ať už pozitivní, či negativní mezi LMMOA a dalšími půdními charakteristikami, ukazuje, že stromové patro má vliv na chování nízkomolekulárních organických kyselin (Dijkstra et al. 2001).

#### **4.3. VLIV NA SLOŽENÍ MIKROBIÁLNÍHO SPOLEČENSTVA**

Práce Uroz et al. (2016) nastiňuje význam vlivu rozdílných druhů stromů na půdní mikroorganismy. Autoři ale vysvětlují, že zatímco houby a archeobakterie jsou ovlivněny zejména druhem stromu, bakterie vykazují v půdě rozdíl spíše mezi rhizosférou a celkovou půdou než rozdíl způsobený odlišným složením stromového patra. Autoři tvrdí, že na úrovni kmene, ani třídy není prokazatelný vliv stromového patra na bakteriální diverzitu. Nicméně na nižších fylogenetických úrovních už vliv rozdílných druhů stromů patrný je. Vzhledem k tomu, že tato práce se věnovala diverzitě bakterií pouze na úrovni kmene, a to v celkové půdě, nelze závěry práce Uroz et al. (2016) jasně potvrdit, či vyvrátit. Dále studie Urbanová et al. (2015) popisuje, že na Sokolovsku v Podkrušnohoří bylo identifikováno na

různých lokalitách 30 dominantních OTU skupin (operačních taxonomických skupin), přičemž pouze u 10 z nich bylo možné prokázat významné změny v zastoupení mezi lokalitami a zároveň přítomnost žádné z nich nebyla striktně vázána na nějaký druh dřeviny. Nicméně závěr studie ukazuje, že stromové patro má vliv na složení mikrobiálního společenstva, ačkoliv je větší pro houby než bakterie. V této práci se ukázalo, že zastoupení bakteriálních kmenů v půdních horizontech se liší jak vertikálně, tak i v závislosti na složení stromového patra. U společně se vyskytujících bakteriálních kmenů byla patrná odlišnost v procentuálním zastoupení mezi stanovišti buku a smrku. Hypotézu o významu druhů dřevin pro složení bakteriálních společenstev v každém případě potvrzuje například práce Kaiser et al. (2016).

Počet identifikovaných kmenů v této práci je relativně v souladu s Uroz et al. (2016), který v kyselých lesních půdách ve Francii izoloval DNA z 19 bakteriálních kmenů, nicméně se značně liší zastoupení jednotlivých kmenů. V jeho práci dominovaly především kmeny *Acidobacteria* (buk = 40,8 %, smrk = 42 %), *Proteobacteria* (buk i smrk = 32 %), *Actinobacteria* (buk = 5,6 %, smrk = 5,8 %), *Verrucomicrobia* (buk i smrk = 5 %), *Bacteroidetes* (buk = 4,2 %, smrk = 3,5 %), přičemž zhruba 8-9 % z izolované DNA bylo tvořeno nezařaditelnými sekvencemi. V této práci ale patřily mezi dominantní kmeny ještě *Planctomycetes* (buk = 5,6 %, smrk = 4,3 %) a *Firmicutes* (buk = 14 %, smrk = 16 %, tento výskyt ale pouze v horizontu B), přičemž první tři nejvíce zastoupené kmeny byly v tomto pořadí: *Proteobacteria* (buk = 43,2 %, smrk = 37,4 %), *Actinobacteria* (buk = 17,8 %, smrk = 27,9 %), *Acidobacteria* (buk = 17,9 %, smrk = 16,3 %). Kmeny *Verrucomicrobia* i *Bacteroidetes* byly na obou stanovištích také zastoupeny, ale zhruba v poloviční intenzitě než v práci Uroz et al. (2016).

Z výsledků této práce je zřejmá změna ve struktuře bakteriálního společenstva napříč půdním profilem. Urbanová et al. (2015) porovnávala složení společenstev v opadu a samotné půdě a prokázala mezi nimi jasný rozdíl. Ukazuje také, že kmen *Actinobacteria* upřednostňuje opad s vyšším C/N poměrem, což odpovídá i výsledkům této práce, v níž bylo zjištěno vyšší zastoupení kmene v L horizontu smrku v porovnání s L horizontem buku. Dále Urbanová et al. (2016) popisuje, že je kmen *Acidobacteria* zastoupen více v opadu s nízkým pH. Při pohledu na obrázky 4 a 16 je vidět, že zastoupení tohoto kmene částečně narůstá v horizontech H a A, oproti horizontu L, případně i B, kde je pH<sub>H2O</sub> vyšší. Zajímavým se zdá být horizont B z hlediska skupiny nezařazených bakterií. Ty zaujímají na stanovišti buku 3,4 % ze všech přítomných kmenů a na stanovišti smrku až 4,6 %. Tento údaj vypovídá o neprozkoumanosti některých částí půdy z hlediska mikrobiologie a o možném potenciálu najít zde nové, dosud nepopsané skupiny bakterií. Patrné ovšem je, že v horizontu B se relativní zastoupení jednotlivých kmenů stává pro oba dva porosty velice podobné. Tento trend by mohl nasvědčovat, stejně jako u jiných chemických parametrů půdy, o vyznívání potenciálního stromového efektu a převládnutí matečné horniny jako půdotvorného faktoru.

Kaiser et al. (2016) uvádí jako nejvýznamnější faktor ovlivňující složení bakteriálních společenstev v lesní půdě pH. K tomuto tvrzení se přiklání i práce Nacke et al. (2011), která prokázala, že relativní zastoupení kmene *Actinobacteria* roste spolu se zvyšujícím se pH<sub>H2O</sub>. Z korelačních koeficientů v tabulkách 14 a 15 vyplývá, že silná korelace s pH<sub>H2O</sub> byla prokázána jen pro kmen *Planctomycetes* na bukovém stanovišti, nicméně pH<sub>H2O</sub> relativně účinně koreluje i s kmenem *Proteobacteria* na stanovišti smrku. Stejný vztah pro *Actinobacteria*, jako byl popsán v Nacke et al. (2011), se ovšem potvrdit nepodařilo. Signifikantní negativní korelace byla prokázána pro vlhkost u kmene *Acidobacteria* na bukovém stanovišti ( $r = -0,9201$ ). I z obrázku 16 je patrný pokles relativního zastoupení tohoto kmene s narůstající hloubkou profilu, a tedy i klesající hodnotou vlhkosti. Podobný trend je viditelný i u kmene *Actinobacteria* a *Proteobacteria*. Právě faktor vlhkosti by mohl vysvětlit chování kmene *Bacteroidetes*, jehož zastoupení je významnější v podstatě jen v bukovém L horizontu, zatímco v ostatních horizontech je jeho zastoupení mizivé. Chodak et al. (2015) totiž popisuje, že tento kmen nejhůře reagoval na stres způsobený nedostatkem vlhkosti, proto se nabízí vysvětlení, že bude zastoupen pouze v horizontech, kde je vlhkost dostatečná. Na druhou stranu opačné chování bylo zaznamenáno pro kmen *Firmicutes*, který projevila jednu z nejlepších rezistencí ke stresu z vysušení a následného zaplavení. To může být důvod, proč byl kmen *Firmicutes* izolován z půd na Paličnicku téměř výlučně v horizontu B, a odpovídá tomu i významný negativní korelační koeficient z bukového porostu ( $r = -0,7603$ ).

## 5. ZÁVĚR

V této práci se podařilo ukázat odlišnosti v některých parametrech lesních půd, které byly způsobeny rozdílným složením stromového patra. Bylo prokázáno, že smrk ztepilý vystupuje v porovnání s bukem lesním jako acidifikační druh. V práci bylo zjištěno, že jak chemické parametry, tak i struktura bakteriálního půdního společenstva se liší nejen v závislosti na složení stromového patra, ale i vertikálně s rostoucí hloubkou půdního profilu. Většina odlišností mezi bukovým a smrkovým stanovištěm však byla v půdě patrná nanejvýš do hloubky humusového horizontu A. Zdá se tak, že stromové patro vystupuje jako půdotvorný faktor pouze do určité hloubky. V metamorfním horizontu B již obvykle žádné odlišnosti mezi profily patrné nebyly, a tudíž zde místo hlavního půdotvorného činitele zastala matečná hornina.

Bylo zjištěno, že mezi bukovým a smrkovým stanovištěm existuje rozdíl v zastoupení a obsahu nízkomolekulárních organických kyselin. Horizont L v bukovém porostu obsahoval vyšší množství LMMOA v porovnání se smrkovým porostem, nicméně od horizontu F až do horizontu B vykazovaly vyšší celkové koncentrace LMMOA lesní půdy na smrkovém stanovišti. V práci nebyl mezi stanovišti patrný výrazný rozdíl v bakteriální diverzitě, ale byl prokázán vliv odlišných chemických vlastností půdy na relativní zastoupení jednotlivých kmenů bakterií. Z výsledků vyplývá, že nelze jednoznačně říci, který půdní parametr má vliv na jednotlivé kmeny bakterií, ale nejčastěji to byly obsahy živin, pH a vlhkost.

## 6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Adeleke, R., Nwangburuka, C., & Oboirien, B. (2017). Origins, roles and fate of organic acids in soils: A review. *South African Journal of Botany*, 108, 393–406.
- Arisci, S., Rogora, M., Marchetto, A., & Dichiaro, F. (2012). The role of forest type in the variability of DOC in atmospheric deposition at forest plots in Italy. *Environmental Monitoring and Assessment*, 184, 3415–3425.
- Ash, C., Tejnecký, V., Borůvka, L., & Drábek, O. (2016). Different low-molecular-mass organic acids specifically control leaching of arsenic and lead from contaminated soil. *Journal of Contaminant Hydrology*, 187, 18–30.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., & Rothe, A. (2002). Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59, 223–253.
- Augusto, L., Dupouey, J-L., & Ranger, J. (2003). Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 60, 823–831.
- Ayres, E., Steltzer, H., Berg, S., Wallenstein, M.D., Simmons, B.L., & Wall, D.H. (2009). Tree Species Traits Influence Soil Physical, Chemical, and Biological Properties in High Elevation Forests. *PLoS ONE* 4(6).
- Badri, D.V., & Vivanco, J.M. (2009). Regulation and function of root exudates. *Plant Cell Environment*, 32, 666–681.
- Bais, H.P., Park, S-W., Weir, T.L., Callaway, R.M., & Vivanco, J.M. (2004). How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science*, 9(1).
- Baldrian, P., Šnajdr, J., Merhautová, V., Dobiášová, P., Cajthaml, T., & Valášková, V. (2013). Responses of the extracellular enzyme activities on hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change. *Soil Biology and Biochemistry*, 56, 60–68.
- Balcar, V., Špulák, O., Kacálek, D., & Kuneš, I. (2012a). Klimatické podmínky na výzkumné ploše Jizerka – I. srážky a půdní vlhkost. *Zprávy lesnického výzkumu*, 57, 74–81.
- Balcar, V., Špulák, O., Kacálek, D., & Kuneš, I. (2012b). Klimatické podmínky na výzkumné ploše Jizerka – II. teplota, vítr, sluneční svit. *Zprávy lesnického výzkumu*, 57, 160–172.
- Berger, T.W., Inselsbacher, E., Mutsch, F., & Pfeiffer, M. (2009). Nutrient cycling and soil leaching on eighteen pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management*, 258, 2578–2592.
- Berger, T.W., Swoboda, S., Prohaska, T., & Glatzel, G. (2006). The role of calcium uptake from deep soils for spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*). *Forest Ecology and Management*, 229, 234–246.
- Bialkowski, R., & Buttle, J.M. (2015). Stemflow and throughfall contributions to soil water recharge under trees with differing branch architectures. *Hydrological Processes*, 29, 4068–4082.



- Binkley, D., & Fischer, R.F. (2013). Ecology and Management of Forest Soils. A John Wiley & Sons, Ltd., Publication, 4. vydání, 347 pp.
- Borůvka, L., Mládková, L., & Drábek, O. (2005). Factors controlling spatial distribution of soil acidification and Al forms in forest soils. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 99, 1796–1806.
- Borůvka, L., Nikodem, A., Drábek, O., Vokurková, P., Tejnecký, V. & Pavlů, L. (2009). Assessment of soil aluminium pools along three mountainous elevation gradients. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 103, 1449–1458.
- Bradová, M., Tejnecký, V., Borůvka, L., Němeček, K., Ash, C., Šebek, O., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., & Drábek, O. (2015). The variations of aluminium species in mountainous forest soils and its implications to soil acidification. *Environmental Science and Pollution Research*, 22, 16676–16687.
- Burešová, A. (2015). Složení a aktivita mikrobiálního společenstva během rozkladu rostlinného opadu na dvou kontrastních lokalitách. *Diplomová práce, PŘF UK*, 101 pp.
- Calvaruso, C., Mareshal, L., Turpault, M-P., & Leclerc, E. (2009). Rapid Clay Weathering in the Rhizosphere of Norway Spruce and Oak in an Acid Forest Ecosystem. *Soil Science Society of America*, 73 (1).
- Calvaruso, C., Turpault, M-P., Leclerc, E., Ranger, J., Garbaye, J., Uroz, S., & Frey-Klett, P. (2010). Influence of Forest Trees on the Distribution of Mineral Weathering-Associated Bacterial Communities of *Scleroderma citrinum* Mycorrhizosphere. *Applied and Environmental Microbiology*, 76(14), 4780–4787.
- Cháb, J., Stráník, Z., & Eliáš, M. (2007). Geological Map of the Czech Republic 1:500 000. *Prague: Czech Geological Survey*.
- Chiang, K.-Y., Wang, Y.-N., Wang, M.-K., & Chiang, P.-N. (2006). Low-molecular-weight Organic Acids and Metal Speciation in Rhizosphere and Bulk Soils of a Temperate Rain Forest in Chitou, Taiwan. *Taiwan Journal for Science*, 21, 327–337.
- Chodak, M., Gołębiewski, M., Morawska-Płoskonka, J., Kuduk, K., & Niklińska, M. (2015). Soil chemical properties affect the reaction of forest soil bacteria to drought and rewetting stress. *Annals of Microbiology*, 65, 1627–1637.
- Clarholm, M., Skjellberg, U., & Rosling, A. (2015). Organic acid induced release of nutrients from metal-stabilized soil organic matter – The unbutton model. *Soil Biology & Biochemistry*, 84, 168–176.
- Collignon, C., Calvaruso, C., & Turpault, M-P. (2011a). Temporal dynamics of exchangeable K, Ca and Mg in acidic bulk soil and rhizosphere under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *Plant Soil*, 349, 355–366.
- Collignon, C., Uroz, S., Turpault, M-P., & Frey-Klett, P. (2011b). Seasons differently impact the structure of mineral weathering bacterial communities in beech and spruce stands. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 2012–2022.
- Cools, N., & De Vos, B. (2016). Part X: Sampling and Analysis of Soil. In: UNECE ICP Forests Programme Co-ordinating Centre (ed.): Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. *Thünen Institute of Forest Ecosystems, Eberswalde, Germany*.

- Daniel, R., (2005). The metagenomics of soil. *Nature reviews microbiology*, 3(6), 470–478.
- Dauer, J.M., & Perakis, S.S. (2014). Calcium oxalate contribution to calcium cycling in forests of contrasting nutrient status. *Forest Ecology and Management*, 334, 64–73.
- Dijkstra, F.A., Geibe, C., Holmström, S., Lundström, U.S., & van Breemen, N. (2001). The effect of organic acids on base cation leaching from the forest floor under six North American tree species. *European Journal of Soil Science*, 52, 205–214.
- Dinh, Q.T., Li, Z., Tran, T.A.T., Wang, D., & Liang, D. (2017). Role of organic acids on the bioavailability of selenium in soil: A review. *Chemosphere*, 184, 618–635.
- Finzi, A.C., Canham, C.D., & van Breemen, N. (1998). Canopy Tree-Soil Interactions within Temperate Forests: Species Effects on pH and Cations. *Ecological Applications*, 8(2), 447–454.
- Ford, E.D., & Deans, J.D. (1978). The effects of canopy structure on stemflow, throughfall and interception loss in a young sitka spruce plantation. *Journal of Applied Ecology*, 15, 905–917.
- Fox, T.R. & Comerford, N.B. (1990). Low-Molecular-Weight Organic Acids in Selected Forest Soils of the Southeastern USA. *Soil Science Society of America Journal*, 54, 1139–1144.
- Gobran, G.R., Clegg, S., & Courchesne, F. (1998). Rhizospheric processes influencing the biogeochemistry of forest ecosystems. *Biogeochemistry*, 42, 107–120.
- Haichar, F.H., Santaella, C., Heulin, T., & Achouak, W. (2014). Root exudates mediated interactions belowground. *Soil Biology & Biochemistry*, 77, 69–80.
- Hagen-Thorn, A., Armolaitis, K., Callesen, I., & Stjernquist, I. (2004a). Macronutrients in tree stems and foliage: a comparative study of six temperate forest species planted at the same sites. *Annals of Forest Science*, 61, 489–498.
- Hagen-Thorn, A., Callesen, I., Armolaitis, K., & Nihlgård, B. (2004b). The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *Forest Ecology and Management*, 195, 373–384.
- Hansson, K., Olsson, B.A., Olsson, M., Johansson, U., & Kleja D.B. (2011). Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden. *Forest Ecology and Management*, 262, 522–530.
- Hawes, M.C., Gunawardena, U., Miyasaka, S., & Zhao, X. (2000). The role of root border cells in plant defense. *Trends in Plant Science*, 5, 128–133.
- Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil*, 237, 173–195.
- Hinsinger, P., Plassard, C., & Jaillard, B. (2006). Rhizosphere: A new frontier for soil biogeochemistry. *Journal of Geochemical Exploration*, 88, 210–213.
- Hubová, P., Tejnecký, V., Ash, C., Borůvka, L., & Drábek, O. (2017). Low-Molecular-Mass Organic Acids in the Forest Soil Environment. *Mini-Reviews in Organic Chemistry*, 14, 75–84.

- Igamberdiev, A.U. & Eprintsev, A.T. (2016). Organic Acids: The Pools of Fixed Carbon Involved in Redox Regulation and Energy Balance in Higher Plants. *Frontiers in Plant Science*, 7.
- Jones, D.L. (1998). Organic acids in the rhizosphere – a critical review. *Plant and Soil*, 205, 25–44.
- Jones, D.L., & Darrah, P.R. (1994). Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant and Soil*, 166, 247–257.
- Jones, D.L., Dennis, P.G., Owen, A.G., & van Hees, P.A.W. (2003). Organic acid behavior in soils – misconceptions and knowledge gaps. *Plant and Soil*, 248, 31–41.
- Jung, K., Chang, S.X., & Arshad, M.A. (2011). Effects of canopy-deposition interaction on H<sup>+</sup> supply to soils in *Pinus banksiana* and *Populus tremuloides* ecosystems in the Athabasca oil sands region in Alberta, Canada. *Environmental Pollution*, 159, 1327–1333.
- Kaiser, K., Wemheuer, B., Korolkow, V., Wemheuer, F., Nacke, H., Schöning, I., Schrumpf, M., & Daniel, R. (2016). Driving forces of soil bacterial community structure, diversity, and function in temperate grasslands and forests. *Scientific reports*, 6, 33696.
- Kiikkilä, O., Kanerva, S., Kitunen, V., & Smolander, A. (2014). Soil microbial activity in relation to dissolved organic matter properties under different tree species. *Plant Soil*, 377, 167–177.
- Kowalska, A., Astel, A., Boczoń, A., & Polkowska, Ż. (2016). Atmospheric deposition in coniferous and deciduous tree stands in Poland. *Atmospheric Environment*, 133, 145–155.
- Langenbruch, C., Helfrich, M., & Flessa, H. (2012). Effects of beech (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsior*) and lime (*Tilia spec.*) on soil chemical properties in a mixed deciduous forest. *Plant Soil*, 352, 389–403.
- Legout, A., van der Heijden, G., Jaffrain, J., Boudot, J-P., & Ranger, J. (2016). Tree species effects on solution chemistry and major element fluxes: A case study in the Morvan (Breuil, France). *Forest Ecology and Management*, 378, 244–258.
- Leuschner C., Hertel, D., Schmid I., Koch, O., Muhs, A., & Hölscher, D. (2004). Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility. *Plant Soil* 258, 43–56.
- Lundström, U.S., van Breemen, N., Bain, D.C., van Hees, P.A.W., Giesler, R., Gustafsson, J.P., Ivesniemi, H., Karlton, E., Melkerud, P.-A., Olsson, M., Riise, G., Wahlberg, O., Bergelin, A., Bishop, K., Finlay, R., Jongmans, A.G., Magnusson, T., Mannerkoski, H., Nordgren, A., Nyberg, L., Starr, M., & Tau Strand, L. (2000). Advances in understanding the podzolization process resulting from a multidisciplinary study of three coniferous forest soils in the Nordic countries. *Geoderma*, 94, 335–353.
- Markewitz, D., & Richter, D.D. (1998) The bio in aluminum and silicon geochemistry. *Biogeochemistry* 42, 235–252.
- Marschner, P., Crowley, D., & Yang, C.H. (2004). Development of specific rhizosphere bacterial communities in relation to plant species, nutrition and soil type. *Plant and Soil*, 261, 199–208.
- Mikola P. (1985). The effect of tree species on the biological properties of forest soil. *National Swedish Environmental Protection Board, Rapport 3017*, 27 pp.

Ministerstvo zemědělství (2015). Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2014. 108 pp. ISBN: 978-80-7434-242-4.

Mládková, L., Borůvka, L., & Drábek, O. (2005). Soil Properties and Selected Aluminium Forms in Acid Forest Soils as Influenced by the Type of Stand Factors. *Soil Science and Plant Nutrition*, 51(5), 741–744.

Nacke, H., Thürmer, A., Wollherr, A., Will, C., Hodac, L., Herold, N., Schöning, I., Schrumpf, M., & Daniel, R. (2011). Pyrosequencing-Based Assessment of Bacterial Community Structure Along Different Management Types in German Forest and Grassland Soils. *PLoS ONE*, 6(2), e17000.

Němeček, J., Muhlhanzelová, M., Macků, J., Vokoun, J., Vavříček, D., & Novák, P. (2011). Taxonomický klasifikační systém půd České republiky. 2. upravené vydání. ČZU Praha ve spolupráci s VÚMOP Praha. 93 pp.

Nykvist, N. (1963). Leachning and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter. *Studia Forestalia suecica*, 3.

Oostra, S., Majdi, H., & Olsson, M. (2006). Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21, 364–371.

Oulehle, F., & Hruška, J. (2005). Tree species (*Picea abies* and *Fagus sylvatica*) effects on soil water acidification and aluminium chemistry at sites subjected to long-term acidification in the Ore Mts., Czech Republic. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 99, 1822–1829.

Oulehle, F., Růžek, M., Tahovská, K., Bárta, J., & Myška, O. (2016). Carbon and Nitrogen Pools and Fluxes in Adjacent Mature Norway Spruce and European Beech Forests. *Forests*, 7 (11), 282.

Pfeiffer, B., Fender, A.-C., Lasota, S., Hertel, D., Jungkunst, H.F., & Daniel, R. (2013). Leaf litter is the main driver for changes in bacterial community structures in the rhizosphere of ash and beech. *Applied Soil Ecology*, 72, 150–160.

Phillips, R.P., & Fahey, T.J. (2006). Tree Species and Mycorrhizal Associations Influence the Magnitude of Rhizosphere Effects. *Ecology*, 87 (5), 1302–1313.

Potter, C.S., Ragsdale, H.L., & Swank, W.T. (1991). Atmospheric deposition and foliar leaching in a regenerating southern Appalachian forest canopy. *Journal of Ecology*, 79, 97–115.

Priha, O. (1999). Microbial activities in soils under Scots pine, Norway spruce and silver birch. *Finnish Forest Research Institute, Research Papers* 731.

Priha, O., Grayston, S.J., Hiukka, R., Pennanen, T., & Smolander, A. (2001). Microbial community structure and characteristics of the organic matter in soils under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Biology and Fertility of Soils*, 33, 17–24.

Průchová, P. (2014). Složení a aktivita mikrobiálních společenstev v půdě kontaminované těžkými kovy. *Diplomová práce, PŘF UK*, 97 pp.

Richter, D.D., & Markewitz, D. (1995). How deep is soil? *Bioscience*, 45(9), 600–609.

- Rothe, A., Huber, C., Kreutzer, K., & Weis, W. (2002). Deposition and soil leaching in stands of Norway spruce and European Beech: Results from the Högwald research in comparison with other European case studies. *Plant and Soil*, 240, 33–45.
- Ryan, P.R., Delhaize, E., & Jones, D.L. (2001). Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 52, 527–560.
- Sagova-Mareckova, M., Cermak, L., Novotna, J., Plhackova, K., Forstova, J., & Kopecky, J. (2008). Innovative methods for soil DNA purification tested in soils with widely differing characteristics. *Applied Environmental Microbiology*, 74, 2902–2907.
- Sandnes, A., Eldhuset, T.D., & Wolleb ck G. (2005). Organic acids in root exudates and soil solution of Norway spruce and silver birch. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 259–269.
- Scheibe, A., Steffens, C., Seven, J., Jacob, A., Hertel, D., Leuschner, C., & Gleixner, G. (2015). Effects of tree identity dominate over tree diversity on the soil microbial community structure. *Soil Biology & Biochemistry*, 81, 219–277.
- Schmid, I., & Kazda, M. (2001). Vertical distribution and radial growth of coarse roots in pure and mixed stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 539–548.
- Schua, K., Wende, S., Wagner, S., & Feger, K-H. (2015). Soil Chemical and Microbial Properties in a Mixed Stand of Spruce and Birch in the Ore Mountains (Germany)—A Case Study. *Forests*, 6, 1949–1965.
- Sokolova, T.A. (2015). Specificity of Soil Properties in the Rhizosphere: Analysis of Literature Data. *Eurasian Soil Science*, 48 (9), 968–980.
- Strobel, B.W. (2001). Influence of vegetation on low-molecular-weight carboxylic acids in soil solution – a review. *Geoderma*, 99, 169–198.
- Strobel, B.W., Bernhoft, I., & Borggaard, O.K. (1999). Low-molecular-weight aliphatic acids in soil solution under different vegetations determined by capillary zone electrophoresis. *Plant and Soil*, 212, 115–121.
- Str m, L., Owen, A.G., Godbold, D.L. & Jones, D.L. (2005). Organic acid behaviour in a calcareous soil implications for rhizosphere nutrient cycling. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 2046–2054.
- Tejneck y, V., Bradov , M., Bor vka, L., N me ek, K., Šebek, O., Nikodem, A., Zen hl kov , J., Rejzek, J., & Dr bek, O. (2013). Profile distribution and temporal changes of sulphate and nitrate contents and related soil properties under beech and spruce forests. *Science of the Total Environment*, 442, 165–171.
- Tejneck y, V., Dr bek, O., Bor vka, L., Nikodem, A., Kop  , J., Vokurkov , P., & Šebek, O. (2010). Seasonal variation of water extractable aluminium forms in acidified forest organic soils under different vegetation cover. *Biogeochemistry*, 101, 151–163.
- Tejneck y, V., Dr bek, O., Nikodem, A., Vokurkov , P., N me ek, K., & Bor vka, L. (2014). Rychl  stanoven  vodou extrahovateln ho organick ho uhl ku z lesn ch p d. *Zpr vy lesnick ho v zkumu*, 59(3), 155–159.

Tejnecký, V., Drábek, O., Hradilová, M., Ash, C., Němeček, K., Šebek, O., Hubová, P., & Borůvka, L. (2017). Seasonal and horizontal variations of low-molecular-mass organic acids during the vegetation period in two temperate forest soil types. *European Journal of Soil Science*, under review.

Urbanova, M., Šnajdr, J., & Baldrian, P. (2015). Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology & Biochemistry*, 84, 53–64.

Uroz, S., Bueé, M., Murat, C., Frey-Klett, P., & Martin, F. (2010). Pyrosequencing reveals a contrasted bacterial diversity between oak rhizosphere and surrounding soil. *Environmental Microbiology Reports*, 2(2), 281–288.

Uroz, S., Oger, P., Tisserand, E., Cébron, A., Turpault, M.-P., Bueé, M., De Boer, W., Leveau, J.H.J., & Frey-Klett, P. (2016). Specific impacts of beech and Norway spruce on the structure and diversity of the rhizosphere and soil microbial communities. *Scientific Reports*, 6.

van Hees, P.A.W., Jones, D.L., & Godbold, D.L. (2002). ). Biodegradation of low molecular weight organic acids in coniferous forest podzolic soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 1261–1272.

van Hees, P.A.W., Jones, D.L., & Godbold, D.L. (2003a). Biodegradation of low molecular weight organic acids in a limed forest soil. *Water, Air and Soil Pollution*, 4, 121–144.

van Hees, P.A.W., Vinogradoff, S.I., Edwards, A.C., Godbold, D.L. & Jones, D.L. (2003b). Low molecular weight organic acid adsorption in forest soils: effects on soil solution concentrations and biodegradation rates. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 1015–1026.

Vesterdal, L., Elberling, B., Christiansen, J.R., Callesen, I., & Schmidt, A.K. (2012). Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 264, 185–196.

Wang, Z., Göttlein, A., & Bartonek, G. (2001). Effects of growing roots of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) on rhizosphere soil solution chemistry. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 164, 34–51.

WRB (2014). World reference base for soil resources 2014 – International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. *FAO, World Soil Resources Reports*, 106.

Žifčáková, L., Větrovský, T., Howe, A., & Baldrian, P. (2016). Microbial activity in forest soil reflects the changes in ecosystem properties between summer and winter. *Environmental Microbiology*, 18(1), 288–301.